Gedruckt auf Kosten des Jerome und Margaret Stonborough-Fonds

Das Absorptionssystem der Wacholdermistel (*Arceuthobium oxycedri [D C.] M B.*) mit besonderer Berücksichtigung seiner Entwicklung und Leistung

Von

E. Heinricher

K. M. Akad. Wiss.

(Mit 7 Tafeln und 13 Textfiguren)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Innsbruck

(Vorgelegt in der Sitzung am 14. Juni 1923)

Im Jahre 1915 veröffentlichte ich in diesen Berichten drei Abhandlungen[1] über den oben genannten Schmarotzer, denen auf 9 Tafeln eine reiche Illustrierung beigegeben ist. Die zweite behandelte die Keimung und Entwicklungsgeschichte, welche in künstlicher Aufzucht zu erzielen und zu verfolgen erst mir geglückt war. In dieser Abhandlung beschränkte ich mich jedoch darauf, den Entwicklungsgang nur so weit zu schildern, als er äußerlich an der Nährpflanze verläuft und verfolgbar ist, während ich die Entwicklung des intramatrikalen Teiles, des Absorptionssystems, in einer eigenen Abhandlung zu besprechen gedachte. Für diese vor allem war eine besonders reiche Ausstattung durch Beigabe mikrophotographischer Aufnahmen beabsichtigt, was mich bewog, die Akademie der Wissenschaften in Wien um eine Subvention zu bitten, die mir aus dem Legate Scholz auch gewährt wurde. Meinen Dank habe ich schon im Eingang meiner ersten Abhandlung über *Arceuthobium* ausgesprochen. Obwohl nun die auf das Absorptionssystem des Schmarotzers bezüglichen Studien und mikrophotographischen Aufnahmen in der Hauptsache 1914 schon

[1] *a)* »Beiträge zur Biologie der Zwergmistel, *Arceuthobium oxycedri,* besonders zur Kenntnis des anatomischen Baues und der Mechanik ihrer explosiven Beeren« (50 S., 4 Taf.), Bd. 124, 3. und 4. Heft.

b) »Die Keimung und Entwicklungsgeschichte der Wachholdermistel, *Arceuthobium oxycedri,* auf Grund durchgeführter Kulturen geschildert« (32 S., 3 Taf., 5 Textfig.), Bd. 124, 5. Heft.

c) »Über Bau und Biologie der Blüten von *Arceuthobium oxycedri (D C.) M B.*« (24 S., 2 Taf., 1 Textfig), Bd. 124, 6. und 7. Heft.

fertig vorlagen, erlitt ihre Veröffentlichung eine Verzögerung. Zunächst dadurch, daß ich vorausgehend die Abhandlung über Bau und Biologie der Blüte fertigstellte, dann aber durch den Ausbruch des Krieges, der forderte, meine ganze Kraft der Erhaltung der mir unterstellten Anstalten zu widmen.

Leider sind inzwischen die Kosten für wissenschaftliche Veröffentlichungen und besonders bildliche Beigaben so außerordentlich gestiegen, daß mir der ursprüngliche Plan, dieser Abhandlung 10 Tafeln beizugeben, kaum mehr ausführbar erschien und ich auf eine Beschränkung bedacht sein mußte. Es mußte nicht nur von den schon vorhandenen Aufnahmen manche weggelassen werden, sondern auch die Verminderung der Fläche mancher war notwendig und bei solchen, die sich bei Fertigstellung der Arbeit als zur Ergänzung noch wünschenswert herausstellten, mußte strenge Auswahl stattfinden. Nur solche Bilder wurden schließlich noch aufgenommen, deren Weglassung den Wert der Arbeit wesentlich gemindert hätte.

Als ich 1920 endlich die Zusammenfassung der 1914 erarbeiteten Ergebnisse und das neuerlich notwendige Studium meiner Präparate vornahm, bewogen mich die Zweifel, wie und wo ich die Abhandlung mit der gewünschten illustrativen Beigabe würde in Druck bringen können, zunächst eine Auswahl der besten Aufnahmen in Diapositiven einem Kreise von Fachgenossen gelegentlich der Generalversammlung der Deutschen Botan. Ges. in München, im August 1921, vorzuführen. In einem kurzen Vortrage habe ich die mir besonders der Hervorhebung nötigen Erscheinungen besprochen und auch eine beschränkte Zahl mikroskopischer Präparate gezeigt.[1] Den Ergänzungen, die ich 1921 über die Sekundärinfektion neuer Sprosse vom ursprünglichen Entwicklungsherd des Parasiten aus gewonnen hatte, reihten sich dann 1922 solche über die Ausgestaltung der älteren Abschnitte des Absorptionssystems an, die den Zuwachs der Tafeln VI und VII zur Folge hatten. Dem Verständnis werden auch die im Texte beigegebenen Bilder dienlich sein.

Über das Absorptionssystem von *Arceuthobium* oder über den intramatrikalen Teil — nach der Bezeichnungsweise von Solms-Laubach — liegen einige Untersuchungen vor, die außer *A. oxycedri* auch amerikanische Arten betreffen. Die sorgfältigste und eingehendste Studie ist bisher die von Solms[2] über *A. oxycedri* geblieben, zu welcher Überzeugung gewiß der kommen wird, der sich mit dem Gegenstand selbst befaßt hat. Nur ist die illustrative Beigabe bei Solms mager (1 Tafel) und nur schematisch, so daß nur

---

[1] Das Wesentliche darüber enthält die »vorläufige Mitteilung«, die im Generalversammlungsheft der Deutsch. Botan. Ges. unter dem Titel »Das Absorptionssystem von *Arceuthobium oxycedri (DC.)* M. Bieb.« (Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XXXIX, 1921) im August 1922 erschienen ist (6 S.).

[2] »Über den Bau und die Entwicklung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen«, Jahrb. f. wiss. Bot., VI. Bd., 1867/68.

schwer ein richtiges Bild von den überaus interessanten Verhältnissen daraus gewonnen wird.[1] Auch fehlten Solms Kenntnisse über die Entwicklungsgeschichte des Parasiten und er beschließt seine Mitteilung, diesen Mangel wohl fühlend, mit dem Satze: »Erst Aussaaten und die Untersuchung der Keimpflanze werden Klarheit in die Biologie unseres Pflänzchens zu bringen imstande sein.« Johnson[2] hat zur Kenntnis des intramatrikalen Teiles kaum beigetragen. Aus den Untersuchungen von Peirce[3] über *A. occidentale* scheint hervorzugehen, daß bei dieser Art einige Abweichungen gegenüber *A. oxycedri* vorliegen. Auf eine dieser Verschiedenheiten weisen auch die Mitteilungen hin, die v. Tubeuf[4] kürzlich über die amerikanischen Arten veröffentlicht hat, nämlich, daß einige Arten sich mehr örtlich begrenzt auf dem Wirte finden, so unserer Mistel ähnlicher erscheinen, andere aber über weite Areale sich ausbreiten.

Wenn ich nun daran gehe, meine eigenen Untersuchungen zu besprechen, so muß ich hervorheben, daß sie zunächst fast ausschließlich an jungen Pflanzen meiner Kulturen vorgenommen wurden, an Keimlingen, dann aber vor allem an Pflanzen von etwa 19 Monaten bis höchstens 2 Jahren.[5] Eine Pflanze von ungefähr 19 Monaten führt die Textfig. 1 nach in $^3/_4$ nat. Größe gemachter photographischer Aufnahme in Skizze vor. Derartige Pflanzen bildeten das hauptsächlichste Untersuchungsmaterial und von solchen stammen auch fast ausschließlich die in den Tafeln wiedergegebenen Mikrophotogramme. An älteren Pflanzen wurden (im Nachtrage 1921) nur durch vegetative Infektion neu besiedelte Zweige untersucht, um über einzelne Fragen, so: Ausbreitung des Schmarotzers, Chlorophyllgehalt, Durchwachsen von Wirtszellen, Aufschluß zu erlangen, Fragen, die sich am Alkoholmaterial nicht oder nur schwer entscheiden ließen. Die Mikrophotogramme (der Taf. I bis V) sind aber fast ausschließlich von Kanadabalsampräparaten gewonnen, die in verschiedener Weise tingiert waren. Vielfach verwendet wurde Hämatoxylin nach Corazzini, dann Pikrokarmine verschiedener Autoren. Mit Vorteil z. B. Tabletten Pikrokarmin nach Cuccati,

---

1 Johnson sagt in seiner gleich zu erwähnenden Abhandlung zwar »The detailed and fully illustrated description of the vegetativ organs by Solms-Laubach is exhaustive«, doch kann ich dem keineswegs beistimmen. Selbst wenn diese meine verhältnismäßig reich illustrierte Abhandlung erscheint, wird von einer erschöpfenden Darstellung der überaus verwickelten Verhältnisse kaum gesprochen werden können.

2 »*Arceuthobium oxycedri*,« Annals of Bot., II, 1888/89.

3 »The Dissemination and Germination of *Arceuthobium occidentale* Eng. (Read before the Bot. Sect. of the British Association, Cambridge, August 1904).

4 »Überblick über die Arten der Gattung *Arceuthobium (Razoumowskia)* mit besonderer Berücksichtigung ihrer Biologie und praktischen Bedeutung.« Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtschaft, 17. Jahrg., 1919.

5 Nur Tafel VI bringt Bilder von Präparaten, die von den nun etwa ein Dezennium alten Kulturen 1922 gewonnen sind und die mir zur Illustrierung gewisser Punkte unbedingt nötig erschienen.

dann Pikrolithionkarmin. Bemerkt sei, daß Schnitte in Pikrokarminen, zumeist 24, auch 48 Stunden liegen sollen. Auch einige Doppelfärbungen, Gentianaviolett und Pikrokarmin, basisches Fuchsin und Hämatoxylin etc. ergaben schöne Präparate. Zum Zwecke der sicheren Unterscheidung der Elemente des Parasiten von denen des Wirtes wurden bei den zur Ergänzung 1922 angefertigten Präparaten zur Tinktion häufig auch Rutheniumrot und Hämatoxylin nach Delafield (allerdings auch andere Kombinationen) verwendet, vor allem aber das Einschließen in Glyzeringelatine dem in Kanadabalsam vorgezogen.



Fig. 1.

Es empfiehlt sich nun, die Punkte der Reihe nach hervorzuheben, die mir von Wichtigkeit zu sein scheinen.

I.

Ein erster betrifft die außerordentlich rasche und geförderte Entwicklung des Absorptionssystems bei *Arceuthobium oxycedri*, worin es von jenem unserer Mistel weitreichend abweicht.

Schon in meiner eingangs unter *b* erwähnten Abhandlung habe ich hervorgehoben, daß der Verfolg der Entwicklungsvorgänge an

den makroskopisch erkennbaren Verhältnissen deutlich darauf hinweist, daß der Parasit alsbald nach dem vollzogenen Einbruch des Keimes in den Wirt zunächst eine intensive Ausbreitung und Ausgestaltung des intramatrikalen Teiles vornimmt. Das belegt ja auch die in Textfig. 1 skizzierte, etwa 19 Monate alte Pflanze.[1] Es sind zwar von ihr schon eine Anzahl Sprosse nach außen hervorgebrochen, doch viel markanter ist die durch die Hypertrophie gekennzeichnete Anwesenheit des Parasiten im Innern, die ohne weiteres die Grenzen bestimmen läßt, bis zu welchen er sich mindestens innerlich ausgebreitet haben muß. In der Textfig. 4 meiner oben erwähnten Abhandlung[2] habe ich einen *Juniperus*-Sproß einer schlecht wüchsigen Pflanze nach photographischer Aufnahme wiedergegeben, an dem die Entwicklung einer *Arceuthobium*-Pflanze vor sich ging. Die Hypertrophie des Sprosses verrät, daß der Schmarotzer sich im Innern des Sprosses mindestens über eine Strecke von 6 *cm* ausgebreitet haben muß, während er nach außen fast gar nicht durchgebrochen ist. Die stärkste hervorgewachsene *Arceuthobium*-Knospe war 1 *mm* hoch! Wie große Verschiedenheit in dem besteht, wann die ersten Sproßknospen einer *Arceuthobium*-Pflanze nach außen hervorbrechen, das habe ich in der unten angeführten Abhandlung ausführlich geschildert.

Zwar hat schon Solms die wesentliche Verschiedenheit der Verhältnisse von *Arceuthobium* gegenüber *Viscum* betont, auch die myceliumartige Auflösung des Geflechtes der »Wurzeläste« in feine und feinste Zellstränge, dennoch bleibt er aber bei der von *Viscum* übernommenen Unterscheidung von Rindenwurzeln und Senkern. Ich möchte den morphologischen Wurzelbegriff bei *Arceuthobium* vollkommen ausschalten und den ganzen intramatrikalen Teil als thalloides Absorptionssystem bezeichnen.

---

[1] Die photographische Aufnahme, die zu dieser Skizze Verwendung fand, ist in meinem Beitrag »Methoden der Aufzucht und Kultur der parasitischen Samenpflanzen« für Abderhalden's »Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden«, Abt. XI, Teil 2, p. 338, wiedergegeben. Ich mache über das Objekt, von dem Präparate einen großen Teil der Abbildungen für die Tafeln dieser Schrift lieferten, noch folgende Angaben: Die Pflanze entspricht Nr. 68 meiner Kultur. Der Anbau des Samens erfolgte im Dezember 1912, die Keimung dürfen wir für den April 1913 ansetzen. Abgeschnitten wurde der Sproß am 21. Oktober 1914. Man zählte an der Hypertrophie 22 hervorgebrochene oder hervorbrechende Sprosse; die stärksten hatten eine Länge von etwas über 2 *mm* erreicht. Diese Sprosse waren auf eine Längsstrecke von $2^1/_2$ *cm* verteilt. Die Hauptmasse entsprang auf der Infektionsseite, zwei aber fanden sich auch auf der Gegenseite und flankenständig viele. Das ist in bezug auf die Ausbreitung des Parasiten, d. h. seines Absorptionssystems, im Wirtzweige bemerkenswert. Die hypertrophierte Zone dieses erstreckte sich sicher auf $3^1/_2$, wenn nicht auf 4 *cm*.

[2] »Keimung und Entwicklungsgeschichte der Wachholdermistel«, p. 22. Ebendort bemerke ich auf p. 24 auch, daß nach den Angaben von G. J. Peirce (The dissemination and germination of *Arceuthobium occidendale* Eng. — Annals of Botany, Vol. XIX, 1905) *A. occidentale* sich darin wesentlich von *A. oxycedri* unterscheidet, als bei ersterem die Hypertrophie am Orte des Befalles der Wirtpflanze lokalisiert bleibt und weder aufwärts noch abwärts im Nähraste ein Vorschreiten des Parasiten stattfindet. Es ist wichtig, diese Verschiedenheit im Verhalten beider Arten auch hier hervorzuheben.

Erstlich ist der Embryo — dies allerdings bei allen Loranthaceen — wurzellos,[1] zweitens ist er nur Infektionsorgan, er selbst wird weiterhin nicht ausgestaltet;[2] die Infektion geht vom Hypokotyl aus, und zwar von seiner Spitze oder einer seitlichen Flanke,[3] die dem Nähraste anliegt.

Die Infektion erfolgt aber jedenfalls nur ausnahmsweise in einer dem primären Senker der Mistel vergleichbaren Weise,[4] sondern beruht meistens in der Überführung einer Masse von *Arceuthobium*-Gewebe in die Rinde des Wirtes, wie eine solche in dem in Textfig. 2 gegebenen Querschnitte in der Nähe des Umfanges erscheint.[5] Es handelt sich um einen Schnitt durch das lebende Objekt; in der Rinde waren die feineren Auszweigungen des *Arceuthobium*-Absorptionsgewebes nicht verfolgbar, nur die Einbrüche in den Holzkörper traten infolge ihres Chlorophyllgehaltes hervor.

Ergänzt wird Fig. 2 durch Fig. 3, darstellend einen zweiten Querschnitt durch das gleiche Objekt, der aber nach Fixierung in Alkohol mit Pikrokarmin nach Mayer gefärbt wurde und auch die Ausbreitung des *Arceuthobium*-Gewebes in der Rinde verfolgen ließ. Das Parasitengewebe ist punktiert, Borke schraffiert dargestellt. Beide Skizzen sind mittels der Kamera entworfen, dann auf die Hälfte verkleinert worden, so daß sie etwa eine 30fache Vergrößerung darstellen. Wir kommen auf die Skizzen noch später zu sprechen.

---

[1] Es ist daher unrichtig und zumindest oberflächlich zu sagen: »Bei unserer Mistel dringt die Keimwurzel direkt ins Innere der Wirtsrinde« (W. Benecke, Abschnitt »Parasiten« im Handwörterbuch der Naturwiss., Bd. VII, p. 507). Auch Forscher, die den wahren Sachverhalt wohl wissen (Wiesner, v. Tubeuf), sprechen meines Erachtens unzweckmäßigerweise und auf viele Leser oft verwirrend wirkend, bei Loranthaceen häufig von »Wurzeln, Würzelchen, Wurzelorganen«, an Stellen, wo es sich sicher um Wurzeln im morphologischen Sinne nicht handelt.

[2] Zunächst durch im Freien vorgefundene Keimungsstadien von *A. occidentale* von Peirce a. a. O. festgestellt, dann für *A. oxycedri* durch meine künstliche Aufzucht (in der zweiten angeführten Abhandlung).

[3] Von mir nachgewiesen an eben erwähntem Orte.

[4] Man bedenke die Zartheit des ausgetretenen Hypokotyls eines *Arceuthobium*-Keimes gegenüber dem der Mistel und die noch größere seiner zum Einbruch bestimmten Auszweigung. Es ist mir nur ein Fall begegnet, wo diese, wie der Senker einer Mistel, unmittelbar in radialer Richtung durch die Rinde an den Holzkörper herangetreten sein dürfte. Allerdings ist die erwähnte Zartheit auch ein großes Hemmnis für die Untersuchung, die durch die Härte des *Juniperus*-Holzes und die dadurch bedingte Schwierigkeit ungestörte Schnittserien mit Freihandschnitten durch frisches oder Alkoholmaterial zu erhalten, noch bedeutend erhöht wird. So viel ich feststellen konnte, wird nur bei Befall jüngster *Juniperus*-Zweige ein unmittelbares, senkerartiges Eintreten des Parasiten ausnahmsweise vorkommen.

[5] Das erinnert an den eigenartigen Übertritt von Gewebepartien aus der Haftscheibe eines *Viscum*-Keimlings in den Stamm von *Cereus Forbesii*, den ich beschrieben und durch Abbildungen erläutert habe (»Über Versuche, die Mistel auf monokotylen und auf sukkulenten Gewächshauspflanzen zu ziehen.« Diese Ber., Bd. XXI, 1912).

Von einer solchen eingeführten Masse Parasitengewebes geht dann erst eine reiche mycelartige Ausbreitung aus, die zunächst die Rinde durchsetzt, alsbald aber auch den Holzkörper reichlichst durchwuchert. In der Rinde ist es besonders die lockeres Gefüge aufweisende Grenze zwischen primärer und sekundärer, wobei keine Bevorzugung einer bestimmten Richtung erkennbar

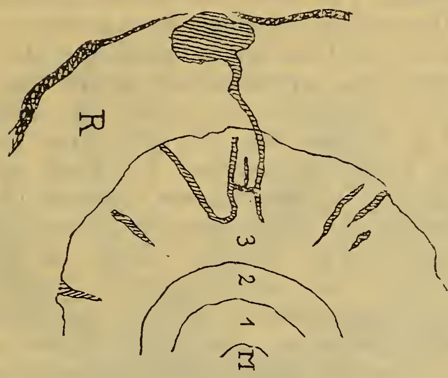


Fig. 2.



Fig. 3.

wird (man vergleiche die Textabbildungen Fig. 4 und Fig. 5 und besonders auch Fig. 2, Taf. I), aber ein überaus reiches, netziges System von Strängen verschiedenster Stärke, vom einreihigen Zellfaden aufwärts, zustandekommt. Das hat Solms ganz richtig erkannt. Er sagt p. 617 von den »Rindenwurzeln«: »daß sie ein höchst kompliziertes, ohne bestimmte Richtung vielfach verzweigtes und in des Nährzweigs gesamter sekundärer Rinde weithin verbreitetes Geflecht bilden, in welchem, wie sich aus dem Gesagten von selbst ergibt, von der bei *Viscum album* gefundenen

Gesetzmäßigkeit des Verlaufs keine Rede sein kann.« Das ist mit Rücksicht auf v. Tubeufs gegenteilige Äußerung hervorzuheben. Er sagt a. a. O., p. 268: »Auch bezüglich des ganzen Wurzelsystems (Sperrung von mir H.) ist bei *Arceuthobium* eine gewisse, an die Verhältnisse von *Viscum album* erinnernde Regelmäßigkeit eingehalten, indem außerhalb des Bastes die Wurzelorgane (Sperrung wie oben) vorwiegend parallel der Stammachse streichen, zum großen Teil durch annähernd gleichen Abstand vom Holzkörper im Querschnitt in einen Ring geordnet erscheinen und innerhalb von Bast und Holz radial verlaufen.« Das trifft bezüglich der »Rindenwurzeln« von *Arceuthobium* gewiß nicht allgemein und sicher nicht für *A. oxycedri* zu, wenn es auch für die von v. Tubeuf in Fig. 48 und Fig. 50 gebrachten Querschnittsbilder von Sprossen der *Tsuga Mertensiana* und *Pinus edulis*, durchsetzt von *A. Tsugensis* und *A. divaricatum*, stimmt. Querschnittsbilder sind zur Orientierung in dieser Hinsicht weniger geeignet; man unterscheidet die feineren Stränge weder an Schnitten durch frisches Material, noch an tingierten durch Alkoholmaterial, nicht sicher genug vom umgebenden Gewebe. Am besten lassen die Verhältnisse Tangentalschnitte durch die Rinde erkennen, doch auch hier ist an Tinktions- und Kanadabalsampräparaten die Unterscheidung der feinsten einreihigen Auszweigungen vom umgebendem Gewebe kaum ausführbar.

Immerhin geben auch Tinktions- und Kanadabalsampräparate leicht ein Bild von der ganz enorm reichen Durchsetzung des Wirtsgewebes durch das Absorptionssystem von *Arceuthobium* und widerlegen die Ansicht, daß der Verlauf der Stränge ein der Achse des Wirtszweiges annähernd paralleler sei. Es ist aber zu beachten, daß die volle Reichhaltigkeit an Auszweigungen nur dem gegenübertritt, der das Präparat selbst unter dem Mikroskop verfolgt. Jede kleine Änderung der Einstellung ändert auch das Bild und immer neue Teile des Absorptionssystems werden sichtbar. Daher auch mikrophotographische Aufnahmen jeweils nur bescheidene Bruchstücke des Absorptionssystems vorzuführen vermögen. Die Aufnahmen in Fig. 2 und 3, Taf. I, betreffen Tangentalschnitte durch die Rinde eines *Juniperus*, durchsetzt vom Thallus einer *Arceuthobium*-Pflanze von ungefähr 19 Monaten.

Die Vergrößerung ist bei Fig. 3 85fach. Sehr schön tritt an dem Bilde der stockwerkartige Aufbau der Stränge (den schon Solms hervorgehoben und entwicklungsgeschichtlich erklärt hat) hervor, was durch die Tinktion der Zellkerne wesentlich augenfälliger gemacht ist. Rechts liegt der stärkste Strang, der in einer Bogenlinie zieht; in der Mitte verläuft ein schwächerer, nach oben sich verjüngend und im oberen Drittel mit einem weiteren, noch zarteren sich berührend. Diese Stränge sind annähernd in der Längsachse des Sprosses eingestellt. Doch in Fig. 2 ist bei schwächerer Vergrößerung (48fach) eine andere Stelle des Präparates

dargestellt, an der die Längsrichtung im Sproß durch die schattenhaft angedeuteten Bastfasern gegeben erscheint, während die in der Mitte gehäuften Stränge des *Arceuthobium* hier wesentlich quer orientiert sind. Noch besser zeigen die regellose Verzweigung und Orientierung des Absorptionssystems die Textbilder Fig. 4 und 5. Wieder sind es Tangentalschnitte durch die Rinde, aber von älteren *Arceuthobium*-Pflanzen, jedoch durch Sproßabschnitte des Wirtes,



Fig. 4.

die erst in jüngerer Zeit vom Parasiten ergriffen wurden, daher die Stränge überwiegend aus einzelnen Zellreihen bestehen. Diese Bilder werden vermutlich auch mein Widerstreben begründen, bei *Arceuthobium* von »Wurzelorganen« oder einem »Wurzelsystem« zu sprechen, und die gebrauchte Bezeichnung »thalloides Absorptionssystem« rechtfertigen, da von einem Thallus zu sprechen, in der Tat bei einer Samenpflanze besser vermieden wird.[1]

---

[1] Eigenartige Anschauungen äußert Peirce in seiner zitierten Abhandlung, die allerdings *Arceuthobium occidentale*, eine Art betrifft, die sich in mancher Beziehung von *A. oxycedri* verschieden zu verhalten scheint. Vor allem ist das Areale, das eine Pflanze besiedelt, stark lokalisiert. Trotzdem ist im ersten Entwicklungsgang beider Arten offenbar viel Übereinstimmendes. Peirce sagt p. 106: »The haustorium has no cap, the cells at the tip elongate and spread out as in Cuscuta,

Von diesem in der Rinde sich reichlichst ausbreitendem System der Absorptionsstränge gehen aber frühestens zahllose Vorstöße gegen das Kambium und in den Holzkörper aus, wobei der Weg durch die Markstrahlen und neben diesen besonders bevorzugt ist. Zur besseren Einsicht in die Verhältnisse, sei Nachstehendes angeführt. Textfig. 6 führt in ungefähr vierfacher Vergrößerung Sproßstücke von *Juniperus* mit je einem noch jugendlichen Entwicklungsstadium

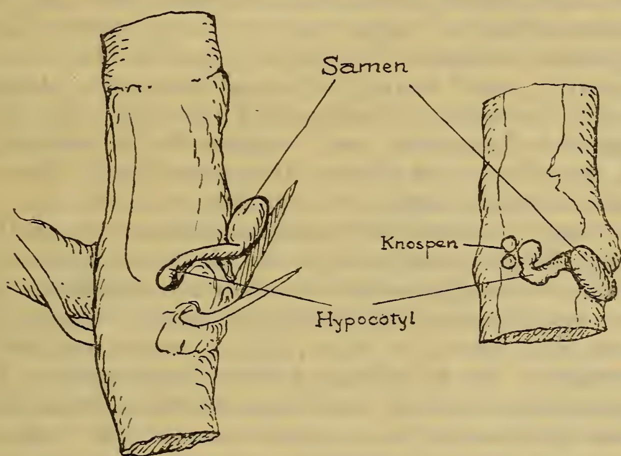


Fig. 5.

---

forming strands of infectingcells which grow in various directions towards the medullary rays of the host« etc. Weiter heißt es: »It is to be noted that, while the cells at the tip of haustorium are growing out and forming infectionstrands, part of the haustorium is increasing in size, forming a mass of parasitic cells in the cortex of the host, Morphologically this mass is a part of the haustorium, itself a special outgrowth of the tip of the radicle of the seedling.« Peirce betrachtet also den ersten Einbruch des Parasiten als primäres Haustorium und sagt dann p. 107 ausdrücklich: »The primary haustorium of *Arceuthobium* is evidently the primary root of the seedling; the succeding haustoria are branches of this primary root.« Und nachdem er das Auftreten und Hervorbrechen der Sprosse erwähnt hat, heißt es: »We have here an instance of regeneration without wounding, amputation or other pathological stimulus. The small part of the seedling which penetrates the host forms and develops stem and leaves, a small part of one organ, the root — develops into a complete plant by forming the missing members.« Das stimmt ja weitgehend, nur die Berechtigung, das durch den ersten Einbruch zustandegekommene Gewebe als Wurzel zu bezeichnen und alle Organe als

einer *Arceuthobium*-Pflanze vor. Beim linken war noch keine Sproßknospe nach außen vorgebrochen, beim rechten aber zwei solche, knapp an der Stelle, wo seitens des Hypokotyls der Einbruch in den Wirt sich vollzogen hatte. Vom ersteren wurde durch eine Serie von Querschnitten, ausgehend von der Stelle, wo der Einbruch erfolgte, eine ganz erstaunliche Ausbreitung des Parasiten intramatrikal festgestellt. An 10 Schnitten wurden annähernd 146 Einbrüche in den Holzkörper nachgewiesen; ihre Zahl war gewiß eher höher. Die Skizze eines der Querschnitte gibt die Textfig. 2. In der Rinde konnten an den durch frisches Material geführten Querschnitten, die feineren Auszweigungen des Absorptionssystems nicht unterschieden werden, hingegen leicht die Einbrüche in den Holzkörper,



Anbau: Dezember 1912.
Abgeschnitten: 17. I. 1614.

Fig. 6.

da sie durch Chlorophyllgehalt hervortraten. In der Skizze, Textfig. 2, ist das *Arceuthobium*-Gewebe durch einfache Schraffierung hervorgehoben (gekreuzt schraffiert ist an der Peripherie das Periderm); man erkennt, daß innerhalb des Holzkörpers auch eine tangentale Verbindung zwischen zwei radialen Einbrüchen zustande kam. Besser läßt die Verteilung und Ausbreitung des Parasitengewebes die nach einem Tinktionspräparat angefertigte Textfig. 3 verfolgen.

Durch diese reichliche Aufteilung des Absorptionssystems in der Rinde und im Holzkörper erlangt es eine außerordentliche

Deszendenten dieser Wurzel scheint mir absolut zu fehlen. Es handelt sich doch nur um ein thalloides, die Infektion besorgendes Gewebe, das seine Herkunft übrigens nicht von einer Wurzel, sondern vom Hypokotyl hat. Peirce bekämpft ferner den Goebel'schen Begriff der Organe »sui generis« und sagt p. 7: »When one realizes the marvellous plasticity, adaptability, of root, stem, and leaf, the idea of organs sui generis becomes unnecessary.« Ich meine, daß dieser Anschauung nur wenige Botaniker beipflichten werden.

Oberflächenentwicklung und erst als Folge seiner ertragreichen Betätigung setzt dann erst eine ansehnliche Querschnittzunahme besonders gut ernährter, in der Rinde gelegener Strangteile ein, in denen es endlich in der Mitte zur Ausgestaltung von Tracheiden kommt. Die Stellen bester Ernährung an solchen Strängen, in denen zumeist ein Knotenpunkt von Auszweigungen oder wohl auch eine Vereinigung mehrerer vorliegt, schreiten dann zur Anlage der Sproßknospen, die früher oder später nach außen vorbrechen. Die Entwicklung des Parasiten verläuft, wenn von der von außen erfolgenden Infektion abgesehen wird, so eigentlich vielfach von innen nach außen.[1] Über das Maß der Entwicklung, sowohl bei den Strängen in der Rinde, als bei jenen, die radial das Holz durchsetzen, entscheidet in erster Linie die Gunst der Ernährungsverhältnisse, wenn auch oft die frühere Entstehung ausschlaggebend mitspielt. Tatsache ist, daß der Verlauf der Entwicklung des Absorptionssystems von *Arceuthobium* weitgehend der eines Pilzmyzels gleicht. Wie sich an diesem bei genügender Erstarkung die Anlagen der Vermehrungsorgane einstellen, so tritt am thalloiden Absorptionssystem dieser Samenpflanze die reichliche Anlage der Sproßknospen auf.

Das bisher allgemein Besprochene soll nun an der Hand der mikrophotographischen Aufnahmen im Detail beleuchtet werden. Wie erwähnt, ist an Querschnitten durch den befallenen *Juniperus* besonders die Alteration des Holzes durch den Parasiten leicht zu beobachten. Wir haben in Fig. 1, Taf. I, einen mit Pikrokarmin gefärbten Schnitt durch den schon früher erwähnten, in Textfig. 6 links abgebildeten Sproßteil, der einen Keimling trägt, der bisher noch keine Sproßknospe nach außen entsendet hat. Daß im Innern die Entwicklung weit vorgeschritten war, war äußerlich durch eine leichte Hypertrophie angedeutet und wurde schon vorher bei Besprechung der Skizze Fig. 2 ausgeführt. Das in Fig. 1, Taf. I, bei 30facher Vergrößerung gegebene Bild wirkt aber gewiß lehrreich ergänzend und zeigt, wie arg die Zerklüftung des Holzes schon seitens so junger Parasitenstadien herbeigeführt sein kann. Die Einbrüche im Holzkörper markieren sich schwarz; am Präparat war eine Überfärbung mit Pikrokarmin (bei Eintrocknen der Färbeflüssigkeit) eingetreten.

Die nun folgenden Bilder sind, wie die schon früher herangezogenen 2 und 3 auf Taf. I, fast ausnahmslos von der Pflanze genommen, die in Textfig. 1 skizziert ist und etwa ein Alter von 19 Monaten erreicht hatte. Zunächst ist wieder in Fig. 1, Taf. IV, einem Querschnittsbilde, die Massenhaftigkeit der radialen Einbrüche

---

[1] Die Darstellung bei Solms (p. 617) — — »soviel steht indessen fest, daß an der Basis eines jeden Stämmchens mehrere stärkere Wurzeläste entspringen, die sich alsbald unter zahlreichen Krümmungen und Verzweigungen durch die Nährrinde verbreiten, und sich endlich myzeliumartig in ein unentwirrbares Geflecht feiner und feinster Zellstränge auflösen,« könnte vielleicht dem Gewinnen einer richtigen Vorstellung etwas hinderlich sein.

ersichtlich, die das Holz förmlich zerfressen erscheinen lassen. Zum Vergleich ist in Fig. 2, Taf. IV, bei gleicher 27facher Vergrößerung der Querschnitt durch einen gesunden *Juniperus*-Sproß beigefügt. Aus Fig. 1 ist zu entnehmen, daß bei so geringer Vergrößerung die Anwesenheit des Parasiten in der Rinde kaum hervortritt.

Aber auch bei gesteigerter Vergrößerung bleibt das so, wenn man von den massigsten Gewebekomplexen des Parasiten absieht. So liegt in Fig. 2, Taf. II, eine 58fache Vergrößerung vor. In der Mitte geht von einem Gewebeherd ein mächtiger radialer Strang in den Holzkörper und in diesem treten rechts und links davon zahlreiche Einbrüche deutlich hervor. Sie lassen es zu, den Parasiten in radialer Richtung durch das Kambium in die Rinde zu verfolgen, aber nur durch den Anschluß an die Einbrüche im Holz kommt man zur Überzeugung, daß hier Stränge von Parasitengewebe vorliegen müssen. Etwas deutlicher wird die Unterscheidungsmöglichkeit in dem Querschnittsbilde Fig. 1, Taf. III, bei 85facher Vergrößerung. Hier helfen die tingierten Kerne des *Arceuthobium*-Gewebes der Analyse, obschon die Größe der Kerne nicht so bedeutend ist, wie etwa bei der Mistel. Immerhin wird der mit dem Objekt Vertraute erkennen, daß oben an der bogigen Begrenzung des Bildes ein massiger Komplex Parasitengewebes vorhanden ist und von ihm aus zieht ein breiter Strang radial nach innen, vor der sekundären Rinde sich verjüngend. In diesem Strang kommt der Stockwerkaufbau zum Ausdruck, die tingierten Zellkerne erscheinen zu dunkeln queren Streifen gruppiert. Man wird an den Zellkernen einen schmalen Streifen Parasitenzellen außen in der primären Rinde diagnostizieren und ein breiteres Band an der Grenze von primärer und sekundärer. Hier setzen dann die zahlreichen schmalen Streifen an, die zu den Einbrüchen in den Holzkörper führen.

Solche treten noch besser hervor in dem Bilde Fig. 1, Taf. II, das 140fache Vergrößerung hat. Wir sehen den Übergang aus der sekundären Rinde durch die Kambialzone in den Holzkörper. Immerhin wird aber klar, daß die Entscheidung für jede einzelne Zelle, ob sie dem Parasiten angehört oder dem Wirte, sehr schwer, ja geradezu unmöglich ist. Feinere Stränge des Absorptionssystems, wie etwa solche, die im Zentrum von Fig. 3, Taf. I, im Tangentalschnitte erkennbar sind, werden an Querschnitten in der Rinde, zumal wenn sie nicht senkrecht zum Verlauf getroffen werden, an Kanadabalsampräparaten nur schwer erkannt. Leicht hingegen, senkrecht durchschnittene gröbere, wie einen solchen, Fig. 3, Taf. IV, bei 235facher Vergrößerung vorführt. Es ist noch ein verhältnismäßig junger Rindenstrang, was daraus zu entnehmen ist, daß sich in ihm noch keine Tracheen differenziert haben.

Ist die Massenhaftigkeit der Einbrüche des Absorptionsgewebes in dem Holzkörper schon an Querschnitten leicht festzustellen, so geben darüber womöglich ein noch anschaulicheres Bild Tangentalschnitte. An bildlicher Darstellung der Verhältnisse fehlt es bisher sozusagen ganz. Die verhältnismäßig wenigen Aufnahmen, die ich

vorführen will, genügen wohl zum Gewinnen einer klaren Vorstellung, doch ist zu betonen, daß sie alle jugendlichen Pflanzen entnommen sind. Die durch den Parasiten bewirkten Verschiebungen und Änderungen in der Struktur des *Juniperus*-Holzes würden an Sprossen, die durch längere Jahre den Schmarotzer tragen, noch viel bedeutender sein.[1]

Zunächst sei auf Fig. 4, Taf. I (Vergr. 235), verwiesen.[2] Das dargestellte Stück eines Tangentalschnittes ist einem Sprosse entnommen, der eine *Arceuthobium*-Pflanze von etwa 16 Monaten trug. Das habituelle Bild des Sprosses würde mit dem in Textfig. 1 gegebenen übereinstimmen. Das Bild zeigt uns besonders die Markstrahlen durch das Parasitengewebe stark verändert. Die Marksrahlen im *Juniperus*-Holz sind stets nur eine Zellreihe breit, im allgemeinen kurz. Karsten[3] gibt die Höhe mit 3 bis 5 Zellen an. Ich fand sie nicht selten höher, 6, 7 Zellen, ausnahmsweise gar 11 und selbst 13 umfassend. Die geringen Höhen herrschen aber entschieden vor. Im *arceuthobium*-durchwuchertem Holze sehen wir die markstrahlartigen Komplexe verbreitert, auf 2, 3 Zellen, oder wo es sich um stärkere und ältere Stränge des Parasiten handelt, auf sehr viele Zellen (Fig. 5, Taf. II, Vergr. 120). Die markstrahlartigen Komplexe übertreffen ferner häufig die Höhe normaler Markstrahlen bedeutend und erscheinen kettenförmig verlängert. So besonders hervortretend in den Fig. 5, Taf. I (Vergr. 190) und Fig. 3, Taf. V. Letztere ist bei geringer Vergrößerung (57fach) aufgenommen, so wie Fig. 4, Taf. V, und Fig. 5, Taf. III, die Tangentalschnitte durch normales *Juniperus*-Holz zeigen. Es fallen ferner in den Tangentalschnitten, Fig. 4 und 5, Taf. I, ungewöhnlich weite Zellen auf, die unmittelbar als dem Parasiten angehörig leicht erkennbar sind, während andrerseits offenbar Markstrahlzellen mit Parasitenzellen gemengt vorkommen und die sichere Aussage, ob ein bestimmtes Element Markstrahl- oder Parasitenzelle ist, schwer, oder nicht gegeben werden kann. Als Gegenstück zu den langen Ketten begegnen aber einzelne zwischen den Tracheiden eingeschaltete Zellen, die, zumal bei großer Breite, als Durchschnitte einreihiger Auszweigungen des Schmarotzers leicht anzusprechen sind (vgl. Fig. 4 und 5, Taf. I). Das Zustandekommen der langen Ketten ist nicht schwer zu deuten. Teils kommen befallene, übereinanderliegende, ursprüngliche Markstrahlzellreihen durch zwischengelagerte Parasitenzellen zur Verbindung (so offenbar die lange Kette rechts in Fig. 5, Taf. I), teils werden auch seitliche Verbindungen von befallenen Markstrahlen stattfinden (deutlich erkennbar, z. B. in der eben genannten Figur oben links). Überdies

[1] Dem ist etwas durch die nachträgliche Aufnahme der Bilder in den Fig. 1 und 4 der Taf. VI abgeholfen worden.

[2] Ihr liegt ein Präparat mit Doppelfärbung mittels Pikrokarmin nach Mayer und Gentianaviolett zugrunde.

[3] Lehrbuch der Pharmakognosie, Jena, G. Fischer, 1903.

ist manche Zellreihe, die wie ein Markstrahl aussieht, überhaupt kein solcher, sondern ein durch ein radial ziehendes Band, oder einen Strang reinen *Arceuthobium*-Gewebes vorgetäuschter Pseudomarkstrahl. Häufiger konnte ich das besonders in der sekundären Rinde feststellen.

Die Massenhaftigkeit der vorwiegend in den Markstrahlen verlaufenden radialen Stränge ist bei *A. oxycedri* eine so enorme. daß in befallenen Sprossen innerhalb der durch Hypertrophie gekennzeichneten Regionen kaum ein reiner Markstrahl nachgewiesen werden kann. Und diese Hypertrophie der befallenen Sprosse schreitet verhältnismäßig rasch vor, wie ja schon Textfig. 1 erkennen läßt, wenn man das erst geringe Alter (ungefähr 19 Monate) der Pflanze berücksichtigt, die sie bewirkt hat. Später wird ja noch auszuführen sein, daß der Parasit überaus weit über jene Stellen hinaus, die seine Anwesenheit äußerlich durch die Anschwellung verraten, im Gewebe der Wacholdersprosse nachweisbar ist.

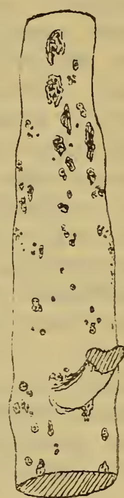


Fig. 7.

In dieser Hinsicht scheint sich *A. oxycedri* sehr wesentlich von *A. occidentale* zu unterscheiden. Zwar sagt Peirce a. a. O., p. 110, daß am Orte, wo der Parasit der Wirtkiefer aufsitzt, der Ast 3 bis 4fach verdickt erscheint; doch bleibe diese Hypertrophie örtlich begrenzt. Er sagt ausdrücklich »The infecting strands of the parasite do not grow for any distance upward and downward through the cortex of the host.« Er bringt auch in Fig. 28 der Tafel einen Tangentalschnitt durch das Holz, wo 3 Markstrahlen durch *Arceuthobium*-Gewebe stark erweitert erscheinen, doch finden sich in dem kleinen dargestellten Schnitt auch normale Markstrahlen. In Fig. 27 der Tafel gibt er einen Tangentalschnitt durch normales *Pinus*-Holz, wobei bemerkt wird, daß er einem Kiefernast, 1 *cm* unterhalb eines Sprosses von *Arceuthobium* entnommen wurde. Bei einer halbwegs älteren Pflanze von *A. oxycedri*, würde man aber in der gleichen Entfernung von einem Sprosse des Parasiten vergeblich nach einer Partie Holzes mit intakten Markstrahlen im *Juniperus*-Zweige suchen.

Wenn man Sprosse der Wirtpflanze eines *Arceuthobium* entrindet, so erhält man gleichfalls ein sehr instruktives Bild über die Massenhaftigkeit der Einbrüche des Schmarotzers in das Holz. Ein derartiges Sproßstück bildet v. Tubeuf in Fig. 49 ab. Es stammt von *Pinus ponderosa*, auf der *A. campylopodum* parasitierte. Ein ähnliches Präparat von *Juniperus communis* und *A. oxycedri* gibt in natürlicher Größe Textfig. 7 wieder. Es stammt von einem *Juniperus*-Stock, der im Dezember 1912 mit Samen des *Arceuthobium* reichlich belegt wurde und schließlich 34 Pflanzen des Parasiten ergab. In August 1914 war einer der beiden Haupttriebe

des Wacholders verdorrt. Die *Arceuthobium*-Pflanzen auf ihm konnten — die Keimung erfolgte im April 1913 — nur ein Alter von ungefähr $1^1/_2$ Jahre erreicht haben. Es wäre nun bei unserem Präparat unrichtig etwa zu schließen, daß die Narben, welche an der Oberfläche des Holzkörpers hervortreten (die eingetrockneten Sprosse wurden gekocht und dann die Rinde vorsichtig abgeschält), der Zahl der vorhandenen »Senker« entsprächen. Das makroskopische Bild zeigt eben nur die Narben der massigst entwickelten radialen Einbrüche des *Arceuthobium*, ein tangentaler Schnitt durch eine solche Sproßprobe unter das Mikroskop gebracht, zeigt aber, daß jeder größere Einbruchsort von zahllosen kleineren umgeben ist und fast alle Markstrahlen sich als mehr oder weniger von *Arceuthobium* besiedelt erweisen. Tubeuf gibt für das von ihm abgebildete Präparat an, daß auf die Oberfläche von 1 cm^2 120 Senkerspuren entfielen. Vermutlich würde auch bei dieser *Arceuthobium*-Art an mikroskopisch geprüften Tangentalschnitten eine noch weit größere Zahl von Einbrüchen in das Holz nachweisbar sein. Für *A. oxycedri* stimmen die Ergebnisse, die man betreffend die Massenhaftigkeit der Einbrüche bei mikroskopischer Untersuchung der Tangentalschnitte gewinnt, vollkommen mit dem überein, was die Prüfung der Querschnitte ergibt. Z. B. habe ich an einem einzigen Querschnitte durch den oberen Teil einer Anschwellung des *Juniperus*-Astes (Pflanze 53 meiner Kultur ex Dezember 1912, abgeschnitten 4. November 1914 — in ähnlichem Alter, wie die Textfig. 1 abgebildete) 110 radial in das Holz vollzogene Einbrüche zählen können. Natürlich lagen nicht alle genau in der Schnittebene, doch war der Schnitt ziemlich dünn und die Zahl der Einbrüche eher höher als die angegebene.

II.

Ich wende mich nun zur Behandlung der Frage nach dem Chlorophyllgehalt von *Arceuthobium* im allgemeinen, besonders aber seines intramatrikalen Absorptionssystems.

Die Sprosse wohl aller Arten enthalten Chlorophyll. Über die des *A. occidentale* sagt Peirce, daß sie beim Hervorbrechen »pale green« wären, »later they become much greener«. Solms-Laubach spricht von den »grünlichen Sprossen« des *A. oxycedri*, Neger[1] von ihren »blaßgrünen Zweigen«. Man könnte auf Grund dessen meinen, der Chlorophyllgehalt der Sprosse von *A. oxycedri* sei gering. Dem ist aber nicht so, doch sind einige Momente vorhanden, welche die irrige Anschauung erklären. Eines dieser liegt in der gelbgrünlichen Färbung, welche die Sprosse öfters aufweisen. Zwei Ursachen, welche diese bedingen, sind mir infolge der ein

[1] »Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage (Bionomie), Stuttgart 1913. Das Kapitel »Parasitismus« enthält mehrfach Unrichtiges und erweist mangelnde Literaturkenntnis.

Dezennium erreichenden Beobachtung der von mir aufgezogenen Pflanzen klar. Zunächst ist diese Färbung speziell den männlichen Pflanzen und verstärkt gegen die Blüteperiode eigen. Erhöht wird der Eindruck zur Blütezeit — wie jetzt Mitte Oktober — durch die gelben Blüten selbst, die trotz der Kleinheit in ihrer Häufung die *Arceuthobium*-Büsche recht hervortreten lassen. Es scheint aber auch allgemein in den Sprossen eine Vermehrung der gelben Chlorophyllanteile stattzufinden. Die weiblichen Pflanzen aber haben im allgemeinen ein tiefes, sattes Grün, wenigstens so lange sie gesund und kräftig sind. An erschöpften Wirtszweigen können sie infolge Kränkelns mißfarbig werden. Ich habe aber noch eine zweite Ursache kennen gelernt, welche die gelblichgrüne Farbe hervorrufen kann, nämlich starke Insolation. Der Sommer 1921 war durch Trockenheit und viel Sonne ausgezeichnet und da fiel mir die gelbliche Färbung der *Arceuthobium*-Büsche auf. Sie hatten diese aber nur an der nach außen gekehrten Seite. Die einen der besiedelten *Juniperus* haben Pyramidenform, wobei diese durch das gleichmäßige Aufgewachsensein von 3 bis 4 Trieben bedingt ist. Ein Auseinanderbiegen der Triebe zeigte, daß die nach innen gekehrten *Arceuthobium*-Sprosse normal dunkelgrün waren. Es liegt also der gelblichen Färbung eine durch die starke Insolation bedingte Abwanderung des Chlorophylls in die hinteren Zellpartien oder eine geförderte Bildung der gelben Chlorophyllbestandteile zugrunde.

Von den intramatrikalen Teilen berichtet Peirce p. 110, daß sie vollends des Chlorophylls entbehren, er hält daher *Arceuthobium* für »much more complete parasite than *Viscum* and *Phoradendron*«, und »that it absorbs and uses foods elaborated by the pine. The perennial part[1] of *Arceuthobium* is probably completely parasitic so

---

[1] Peirce macht folgende Angaben: »The branches at first vegetate in the air, and later flower and fruit. After their crop of ‚seeds‘ has been discharged they die and fall away. At this time no part of the parasite may be visible outside the body of the host.« Wir hätten dann bei diesem *Arceuthobium* tatsächlich eine Periode, in der der Parasit nur intramatrikal existiert. Aber die Sache erscheint nicht ganz verständlich, denn Peirce gibt die Blütezeit für September bis Jänner an, das Ausschleudern der Samen »at Christmas time«. Wenn aber die weiblichen Büsche nach der Samenausstreuung ihre Sprosse abwürfen, würden davon auch die weiblichen Blüten betroffen. Oder meint Peirce, daß die fruchtenden Büsche keine Blüten erzeugen und daß nach jedem Fruchten eine Ruheperiode eintritt, in der der Parasit intramatrikal erst wieder erstarken muß? Dann würden diese Büsche erst im nächsten Jahre blühen und erst im zweitfolgenden fruchten können.

Auch D. T. Mac Dougal (Seed dissemination and distribution of Razoumofskya robusta [Engelm.] Kuntze — From Minnesota Botanical Studies, 1899) gibt für die genannte Razoumofskya (= *Arceuthobium*) an, daß nach dem Fruchten die Sprosse absterben und abfallen. »With the opening of the next season shoots are produced as before.« Die Schwierigkeiten entfallen aber hier, wenigstens scheinbar, da das Blühen für April und den Anfang Mai angegeben wird, die Fruchtreife für den August. Diese würde bei *A. robustum* schon im Jahre der Blüte, und zwar wenige Monate darauf erreicht, während bei *A. oxycedri* dazu mehr als ein Jahr erforderlich ist.

long as it has no aerial branches. During the many months when it has aerial branches it may not be a complete parasite, and may be merely a ‚water-parasite'.«

Solms-Laubach sagt bei Besprechung der »größeren Wurzelzweige«, daß das bis auf den axilen Gefäßstrang undifferenzierte Gewebe wenig Chlorophyll enthalte. Bei Erwähnung der feineren Wurzeläste und der einfachsten, Zellfäden darstellenden Auszweigungen wird über Chlorophyllgehalt nichts gesagt.

Ich beobachtete zuerst den Chlorophyllgehalt im Absorptionssystem an dem Keimpflänzchen, von dem schon p. 6 die Rede war. In der Textfig. 2 ist die Skizze eines Querschnittes durch lebendes Material gegeben. Die am Umfang liegende Masse von *Arceuthobium*-Gewebe war grün; in der Rinde war wegen des Luftgehaltes der Interzellularen, wie des Chlorophylls in der *Juniperus*-Rinde, die feinere Aufteilung des *Arceuthobium*-Gewebes nicht zu verfolgen, wohl aber traten die Einbrüche in den Holzkörper hervor und auch diese führten Chlorophyll.[1]

Im August 1914 fand ich dann den einen Haupttrieb eines *Juniperus com.*, der im Dezember 1912 mit Samen des Parasiten reich belegt worden war, abgedorrt. An ihm und etlichen Zweigen waren 15 *Arceuthobium*-Pflanzen infolge des Absterbens des Wirtzweiges gleichem Schicksale verfallen. Die Bezirke, die sie intramatrikal schon eingenommen hatten, waren an den hypertrophischen Anschwellungen erkennbar. Waren die Samen nahe nebeneinander ausgelegt gewesen, so ging die Abgrenzung dort verloren, wo sich die intramatrikalen Teile beider Parasiten begegnet hatten. Ich wählte das Pflänzchen Nr. 48, das auf einem Seitenzweige saß, zur Untersuchung. Die hypertrophierte Astpartie erstreckte sich deutlich auf eine Länge von 4 *cm*. Das Objekt wurde der Erweichung wegen in Wasser gekocht und dann eingehender untersucht. Ich erwähne davon nur, daß innerhalb der hypertrophierten Zone das Absorptionssystem reichlichst vertreten war, und daß speziell an

---

Bei *A. oxycedri* werden normal die fruchtenden Sprosse nach der Samenentleerung nicht abgeworfen, sie tragen ja gleichzeitig Blüten, die im nächsten Jahre Beeren ergeben sollen. Irrige Auffassung ist allerdings dadurch möglich, daß Sproßabwurf (doch oft auch nur von Teilstücken) bei *Arceuthobium* sowohl an männlichen als weiblichen Pflanzen sehr häufig vorkommt. Meine Kulturen haben nun ein Alter von 10 Jahren und haben Gelegenheit genug zu sicheren Beobachtungen geboten. Ursache für den Abwurf sind teils tierische Schädlinge, unter denen Blasenfüßer (spez. *Heliothrips hämorrhoidalis)* eine verheerende Rolle spielen, teils Erschöpfung des Wirtes und als Folge streckenweises Kränkeln und Absterben des Parasiten. Darin liegt auch begründet, daß seine Sprosse nur selten ein höheres Alter erreichen. Bei den Schädigungen durch *Heliothrips* trifft aber der Abwurf oft gerade die jüngeren Sprosse und durchbrechenden Knospen, während am Ursprungsort des Schmarotzers die alten Triebe erhalten bleiben können. Erklärlicherweise bevorzugt der Blasenfüßer das zartere jüngere Produkt.

[1] Da aber an jüngeren Sprossen des *Juniperus* auch die Holzmarkstrahlzellen Chlorophyll enthalten, ist einige Vorsicht bei der Diagnose nötig.

Tangentalschnitten durch die Rinde kompakte Stränge sehr leicht zu verfolgen waren, teils ob ihres Chlorophyllgehaltes, teils wegen des so charakteristischen stockwerkartigen Baues, der aber infolge des Chlorophyllgehaltes noch mehr hervorgehoben wurde. Diese Stränge erinnerten unmittelbar an Algenthallome, etwa an den einer *Polysiphonia* oder *Sphacelaria*, wiesen den Bau, wie ihn der stärkste Strang in Fig. 3, Taf. I, zeigt.

Als ich mich nach der durch die Kriegszeit bedingten Unterbrechung im Sommer 1921 neuerlich der Untersuchung von *Arceuthobium* zuwandte und einige offene Fragen ergänzend zu beantworten strebte, kam ich, bei dem Versuch zu ermitteln, wie weit sich der Parasit über die hypertrophierten Stellen im Nährzweige verfolgen lasse und wie er die Besiedlung neuen Terrains vollführe?, zu bemerkenswerten Ergebnissen. Zunächst zu dem, daß dabei stets feinste, sehr chlorophyllreiche Auszweigungen des Absorptionssystems tätig sind.

Ich habe zur Untersuchung Seitentriebe des *Juniperus* benützt, die sekundär aus einem Haupttriebe vom *Arceuthobium* infiziert worden waren. So wurde am 30. Mai ein lebender solcher Trieb von 20 *cm* Höhe abgeschnitten, der durch eine basale Hypertrophie, aber auch durch schon hervorgebrochene Sprößchen die Infektion verriet. Die frisch angefertigten Schnitte wurden, um die Luft auszutreiben, gekocht, ihnen später Glyzerin zugesetzt. Alle Schnitte erwiesen einen reichen Chlorophyllgehallt dieser jüngeren intramatrikalen Teile. Querschnitte in der Nähe des Sproßgrundes enthielten in der primären Rinde größere Gewebekomplexe, von denen wohl später Adventivsprosse des *Arceuthobium* zur Anlage gekommen wären. Am reichsten vom Absorptionsgewebe durchsetzt war die sekundäre Rinde in einiger Entfernung vom Kambium. Da fanden sich Querschnitte durch Stränge, die aus vier Zellreihen bestanden, aber auch einreihiger oder zweireihiger. Außer dem Chlorophyllgehalt waren die *Arceuthobium*-Elemente durch die kollenchymatisch gequollenen Wandungen charakterisiert.

Stellenweise waren solche Längszüge auch tangental verbunden und ebenso kamen radial orientierte wenigstens in Fragmenten zur Ansicht. Es fehlten solche auch im Holze nicht und auch diese wiesen Chlorophyll in Spuren auf. Vermutlich zerfällt das Chlorophyll in durch den Schnitt verletzten Zellen. Eine ganz enorme Durchsetztheit mit Parasitengewebe wiesen Tangentalschnitte durch die Rinde, die in der Nähe eines durchgebrochenen Adventivsprosses angefertigt wurden. An Längsschnitten, die tangental, etwas höher am Sproß, gewonnen wurden, herrschten hauptsächlich längsstreichende Stränge vor, bald eine einzige Zellreihe, bald zwei und auch mehr weisend. Sie erschienen wie Algenfäden, die der Rinde eingebettet wären (vgl. die Skizze, Texfig. 8 *a*). Querschnitte zeigen diese Stränge als grüne Inselchen. So skizziert Textfig. 8 *b* einen aus einer einzelnen Zellreihe bestehenden Strang in der

sekundären Rinde, eingeschoben oberhalb einer mechanischen Faser, und Textfig. 8 *c* einen zwei nebeneinanderlaufende Zellreihen umfassenden, der in radialer Richtung zwischen die gereihten Elemente der Rinde eingekeilt erscheint. Er lag nahe dem Kambium; die untersten Zellen im Bildchen entsprechen den äußersten Tracheiden des Holzes. An den frischen Schnitten sind die *Arceuthobium*-Zellen auch an den gequollen aussehenden, dicken Zellmembranen unterscheidbar.

Von dem gleichen Sprosse wurde eine Partie 8 *cm* vom Gipfel frisch untersucht, eine Region, in der äußerlich jedes Anzeichen

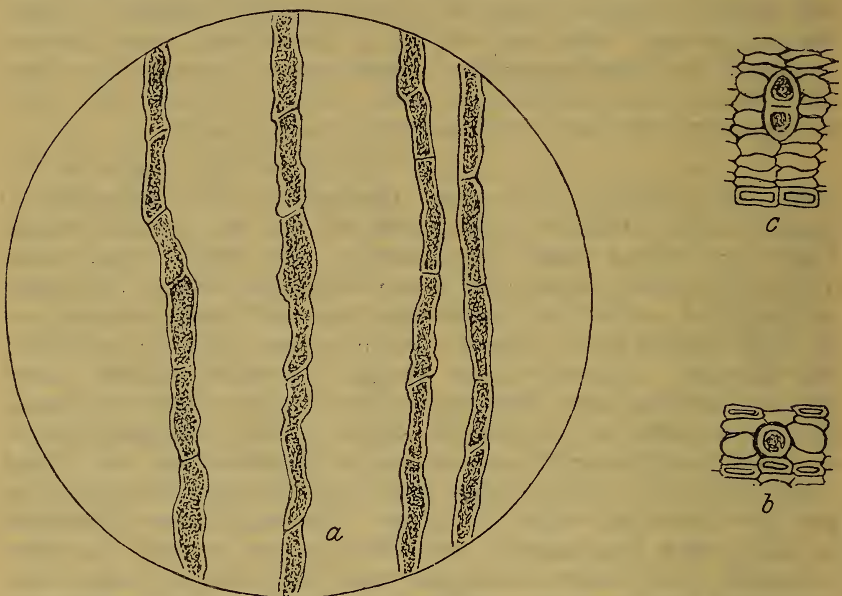


Fig. 8.

für die Anwesenheit des Parasiten fehlte. (Basal war der Sproß hypertrophiert, höher hinauf fehlten merkbare Anschwellungen, aber da und dort war noch eine Knospe des *Arceuthobium* durchgebrochen.) Der Querschnitt des Sprosses hatte hier 1·5 *mm* Durchmesser; der Sproß war trotzdem schon 4jährig. Die Anwesenheit des Parasiten wurde festgestellt. In der sekundären Rinde, vorherrschend aber in der Kambialzone oder ihr doch sehr nahe fanden sich einzellige, meist aber am Querschnitt schon zwei Zellen aufweisende Stränge (vgl. Textfig. 8). Die Infektion war in diesem Sproßabschnitt jedoch nur einseitig und umfaßte etwa $^1/_5$ des Umfanges. Besonderes Interesse erregte ein Tangentalschnitt durch die Rinde. Wieder verliefen in ihr feine, chlorophyllreiche Stränge, gleichend Algenfäden. Dem Schnitte ist die in Textfig. 8 *a* gegebene Skizze entnommen.

Um über die Ausbreitung des Absorptionssystems und den Chlorophyllgehalt bessere Einsicht zu erlangen, entnahm ich einem der *Juniperus*-Stöcke einen 48 *cm* hohen, reich von *Arceuthobium* besetzten Ast, untersuchte zunächst ein Stück dieses aus der Mitte, wo der Durchmesser 8 bis 9 *mm* betrug. Tangentale Anschnitte der Rinde ließen bei genauer Beobachtung schon makroskopisch sie durchsetzende grünliche Streifen unterscheiden; besser bei Beobachtung mit der Lupe. Mikroskopische Prüfung ergab einen mäßigen Chlorophyllgehalt. Ein Querschnitt ließ einen stärkeren »Senker« blaßgelb erscheinen; mikroskopische Prüfung ergab Spuren von Chlorophyll. Im allgemeinen gewann ich den Eindruck, daß in älteren Partien das intramatrikale Strangwerk ärmer an Chlorophyll ist. An einem Seitensproß aus dieser Region, an dem makroskopisch von einer Infektion noch nichts erkennbar war, konnte mikroskopisch eine solche als schon eingeleitet nachgewiesen werden. Längsschnitte durch die Rinde zeigten ähnliche Bilder wie sie die Skizze in Textfig. 8 *a* gibt. Diese feinen Infektionsfäden des Absorptionssystems waren an Chlorophyll wieder reicher.

Eingehender prüfte ich dann einen Seitenzweig des Hauptsprosses aus der oberen Hälfte, der etwa 10 *cm* oberhalb der untersuchten Mittelregion entsprang. Der Zweig hatte an der Basis 3 *mm* Durchmesser und eine Länge von 13 *cm*. Daß er bereits sekundär vom Parasiten befallen war, konnte unmittelbar ersehen werden. An der Basis fanden sich Reste abgestorbener *Arceuthobium*-Sprosse, aber auch frische Austriebe; 4 *cm* darüber stand ein stärkerer, verzweigter *Arceuthobium*-Trieb. Dann folgten in Abständen, 0·5 *cm* höher, Reste eines abgeworfenen, 2·6 *cm* weiter ein junger Trieb von 3 *mm* Höhe und endlich 2 *cm* darüber wieder ein solcher neben einer 1 *cm* langen Auszweigung des *Juniperus*. Durch die Austriebe war also sichergestellt, daß der 13 *cm* lange *Juniperus*-Zweig etwa bis zur Höhe von 9 bis 10 *cm* vom Parasiten durchsetzt ist, hingegen war durch keine Hypertrophie seine Anwesenheit angedeutet. Ich erkläre mir speziell den Ausfall dieser an der offenbar stark durchsetzten Basis des Sprosses, als Folge der Schwächung der *Juniperus*-Pflanze. Der Hauptsproß war überreich mit *Arceuthobium* besiedelt, den Seitensprossen wird nur wenig an nötigem Baumaterial zugeführt worden sein. 3 *cm* oberhalb der Basis entnommene Tangentalschnitte ergaben zwar massenhaftes Vorhandensein des Parasitengewebes, aber recht spärlichen Chlorphyllgehalt. Dieser scheint auch von den mehr oder minder günstigen Verhältnissen, unter denen der Parasit lebt, abhängig zu sein, wie ja leicht erklärlich.[1] Reicher war der Chlorophyllgehalt

[1] In dieser Hinsicht hatte ich Gelegenheit zu einer sehr interessanten Beobachtung auch an unserer Mistel. Eine 1907 mit Mistelsamen belegte Tanne begann im Jahre 1918 unter dem Einfluß der vier mächtigen Mistelbüsche auffallend zu kränkeln, gleichzeitig aber auch die Misteln selbst. Ihr Laub und die Beeren erreichten nur ungewöhnlich geringe Größe; ersteres war überdies nur blaßgrünlich, wies auffallende Anzeichen von Chlorose. Im Sommer 1922 starb die Tanne ab. Von den Objekten liegen mehrere photographische Aufnahmen vor.

in der Region, in der die letzte *Arceuthobium*-Knospe hervorgebrochen war; hier erinnerten die letzten thalloiden Auszweigungen wieder mehr minder an Algenfäden. Mikroskopisch war der Parasit etwas über diesen Austrieb hinaus im Sprosse verfolgbar. Mindestens die letzten 2 *cm* waren davon frei; bis in die Vegetationspunkte scheint er nicht vorzudringen.

Tangentalschnitte durch die Rinde basaler Abschnitte sekundär (durch Überwanderung intramatrikaler Teile aus dem ursprünglich besiedelten Hauptsproß) infizierter *Juniperus*-Sprosse stellen auch die Textbilder in Fig. 4 und 5 dar. Allerdings von der Massenhaftigkeit des Parasitengewebes geben sie keine vollkommene Anschauung, weil sie nur vorführen, was annähernd in einer Ebene lag, und sie bei der relativ starken Vergrößerung[1] nur ein kleines Feld umfassen. Auch kommen nur die im Längsverlauf verfolgbaren Stränge deutlich zur Anschauung, obgleich es an senkrecht dazu ziehenden, also quer durchschnittenen, keineswegs fehlt. An frischen Schnitten gewähren die ein- und zweizellreihigen Auszweigungen des Absorptionssystems von *Arceuthobium* ganz das Aussehen von Grünalgen-Thallomen, vergleichbar etwa dem eines *Stigeoclonium* oder einer *Draparnaldia*. Wie schon erwähnt, sind die einreihigen Auszweigungen an Tinktionspräparaten, die nur die Zellkerne des Parasiten hervorheben, bei Konservierung in Kanadabalsam nicht gut zu verfolgen. Anschauliche Bilder lieferte aber eine Tinktion mit Pikrokarmin nach Ranvier (die Schnitte lagen 36 Stunden in der Färbeflüssigkeit). Hiebei kam es zu einer eigenartigen Fällung in den *Arceuthobium*-Zellen, die das Strangsystem des Schmarotzers braun gefärbt hervorhob, so daß es wie der Thallus einer Phäophycee erschien. In Glyzeringelatine gelang die Konservierung solcher Präparate gut und Textfig. 4 ist nach einem solchen Präparate gezeichnet.

Auch Schnitte durch Alkoholmaterial, in Chlorzinkjod oder in Jodglyzerin gelegt, hoben die feinen Verzweigungen des Absorptionssystems gut hervor. Nach einem solchen Präparate ist Textfig. 5 gezeichnet. Es ist einem Tangentalschnitte durch die Rinde eines infizierten *Juniperus*-Sprosses, und zwar schon nahe seinem Gipfel entnommen. Der bedeutende Stärkereichtum der Stränge des Parasitengewebes ließ infolge der Jodreaktion den Verlauf der Stränge gut verfolgen; auch schimmern etwas unter der Schnittfläche gelegene durch (zarter punktiert in der Zeichnung). Hier herrschen Stränge vor, die der Quere nach nur aus einer Zellreihe bestehen, da und dort ist in einzelnen Zellen aber schon Längsteilung erfolgt. Der Verlauf der Elemente in der *Juniperus*-Rinde ist im Bilde angedeutet und ausgesprochen längs (parallel der Achse des Sprosses) gerichtet, während das Absorptionsgewebe des Parasiten

---

[1] Die Bilder wurden unter Verwendung der Kamera bei 335 facher Vergrößerung entworfen; bei der Wiedergabe erfolgte Reduktion auf $^1/_2$.

ganz ordnungslos nach allen möglichen Richtungen verläuft. Die beiden Textfig. 4 und 5 zeigen wohl schlagend, wie wenig Berechtigung die Angabe v. Tubeuf's hat, der a. a. O., p. 224, speziell auch für *A. oxycedri* schreibt: »Ihre Wurzeln schlängeln sich durch das Rindengewebe der Äste wie Pilzfäden, bleiben aber parallel der Stammachse« (Sperrung von mir H.).

Die Untersuchungen haben also ergeben, daß besonders die jugendlichen Teile des Absorptionssystems, vor allem der Keimpflanze, dann aber auch die jüngeren Auszweigungen, welche die Infektion neuer Strecken im Wirte besorgen, meist reichlich Chlorophyll führen. Das Vorwärtsdringen besorgen vor allem Auszweigungen, die der Längsachse der Sprosse folgend, die lockere Rinde durchwachsen und in ihr wie eingebettete Algenfäden erscheinen. Es ist nun die Frage zu erörtern, welchen Vorteil der Parasit von dem Chlorophyllgehalt des Absorptionssystems hat und ob diesem eine assimilatorische Leistung zugeschrieben werden kann.

Letzteres ist, meine ich, unwahrscheinlich und, wenn teilweise möglich, kaum von entscheidender Bedeutung. Im allgemeinen dürfte die Lichtintensität, die dem im Gewebe der Nährpflanze geborgenen chlorophyllhaltigen Teilen des Absorptionssystems zukommen kann, zu gering sein, um die Assimilation zu ermöglichen. Den Chloroplastiden von *Arceuthobium* dürfte eigentlich mehr die Eigenschaft ergrünter Leucoplasten zukommen. Damit würde auch ihre Labilität, die ich bei Verletzung der Zellen beobachtet zu haben glaube, übereinstimmen. Doch aber scheint mir der Besitz der Plastiden dem Parasiten in mehrfacher Weise von Vorteil sein zu können.

Durch sie ist es ihm möglich, aus Glykose Stärke zu kondensieren und der Stärkevorrat wird ihm gestatten, seine osmotischen Leistungen in zweckmäßiger Weise zu regeln. Daß er solcher in weitgehender Weise fähig ist, dafür sprechen die anatomischen Verhältnisse in beredter Weise. Ihnen verdankt der Schmarotzer offenbar das Vermögen, eine ungewöhnliche Aktivität zu entfalten; auch erscheint die Annahme nicht unberechtigt, daß er unter Mitwirkung der Plastiden dem Wirte auch organische Nahrung in Form von Kohlehydraten zu entnehmen in der Lage ist, worauf noch später hinzuweisen sein wird.

III.

Das Mitgeteilte wird bereits annähernd eine Vorstellung gegeben haben über die außerordentlich reiche Gliederung des Absorptionssystems von *Arceuthobium* und einer dementsprechenden gewaltigen Oberflächenentwicklung. Wir wollen nun trachten, die Mittel zu erörtern, deren sich der Schmarotzer bei der Durchdringung der Gewebe der Nährpflanze bedient.

Solms geht auf diese Frage nicht ein. Johnson hebt besonders das Auseinanderspalten der Wirtstracheiden längs der Mittellamellen durch die »fine secondary« Haustorien hervor. Wir werden als zweifellos feststellen, daß in der Tat das Einzwängen seiner zahllosen Auszweigungen zwischen die Gewebe des Wirtes die Hauptrolle bei der Ausbreitung des Parasiten spielt. Vermutlich ist dabei die Ausscheidung von Pektase von maßgebender Bedeutung, daneben aber ohne Zweifel auch ein sehr hoher osmotischer Wert des Zellinhaltes, der hohe Turgordrucke zu entfalten gestattet. Darauf weisen zahlreiche Erscheinungen hin, auf die wir später eingehen wollen.

Peirce hingegen meint, daß bei *Arceuthobium occidentale* auch Auflösung von Zellen eine Hauptrolle spiele. Schon der erste Einbruch soll unter Einwirkung von Enzymen »which dissolve the walls of opposing cells« erfolgen,[1] das Gleiche wird unmittelbar darauf für den Durchbruch des Kambiums angegeben und p. 111 wird wiederholt von den Markstrahlen gesagt »which they once penetrated and absorbed«.

Exaktere Belege hiefür bringt aber weder der Text, noch kann als solcher die schematische Fig. 28 der Tafel gelten, von der es in der Erklärung heißt: »Note the great increase in size of the infected medullary rays the cells of which have been entirely displaced and absorbed by *Arceuthobium* cells.«

Auch ich war geneigt, *A. oxycedri* die Befähigung zur Auflösung von Zellen des Wirtes durch sein Absorptionssystem zuzusprechen, und war noch zur Zeit meines Vortrages in München dieser Ansicht. Sowohl im vom Parasiten durchwucherten Holz, als in der Rinde des *Juniperus* ergaben die mikroskopischen Präparate Bilder, die zu einer solchen Auffassung verleiten konnten. So etwa für das Holz die in Textfig. 9 *a*, *b*, *c* wiedergegebenen, für die Rinde die Aufnahme Fig. 2 der Taf. V, und etwa von *a* in Texfig. 10 (vgl. auch Fig. 6, Taf. VI). Allein ein sorgfältiges, kritisches Studium ließ mich einen sicheren Beleg für Durchwachsung und Lösung von Zellen nicht finden, vielmehr scheint in allen Fällen nur ein Durchzwängen des Absorptionssystems vorzuliegen und Lösung von Zellen und Durchwachsung nur vorgetäuscht zu werden. Die Täuschungen sind vorwiegend durch zweierlei Ursachen möglich. Die eine ist in der massenhaften Einlagerung von Oxalatgries in die radialen Wandungen der Elemente in der sekundären Rinde des *Juniperus* gelegen, die zur Vortäuschung eines der Membran anliegenden Plasmaschlauches führen kann. Eine solche Täuschung war vielleicht Veranlassung, daß die photographische Aufnahme des Präparates, von dem Fig. 2, Taf. V, herrührt, erfolgte; sie war als Beleg für das Durchwachsen von Zellen aufgenommen. Es handelt sich um einen Tangentalschnitt durch die sekundäre

[1] A. a. O., p. 106.

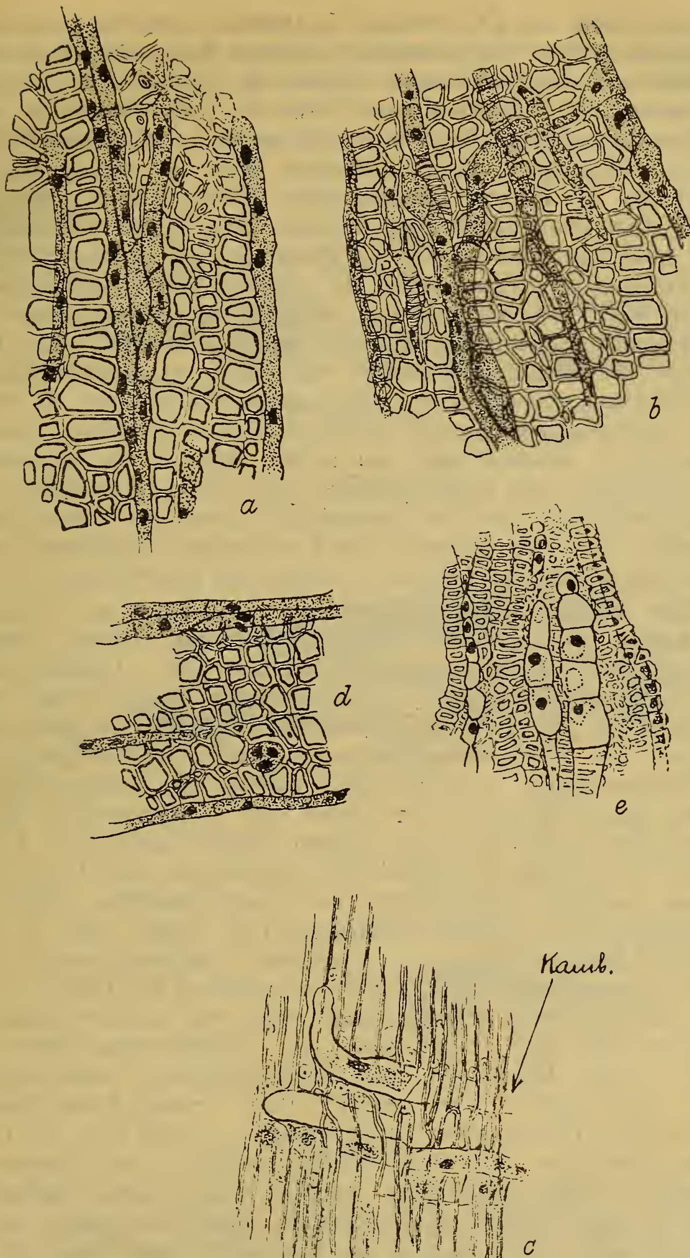


Fig. 9.

Rinde von *Juniperus,* der in Chlorzinkjod liegend, die vorhandenen *Arceuthobium*-Elemente sicher unterscheiden ließ. Alle im Schnitte durch den dunklen Inhalt auffallenden Zellen gehören dem Parasiten an;

sie sind durch die Überfüllung mit Stärke und die gequollenen Membranen sicher gekennzeichet gewesen. Der erste Eindruck ist der, daß es radialstreichende, daher im Querschnitt getroffene Markstrahlen seien. Das war aber nicht der Fall, sondern es waren Zellen des Parasiten und sie wurden darum als in genannter Richtung orientierte Zellbänder dieses aufgefaßt. Weil sie ferner zum Teil deutlich als im Innern langgestreckter Zellen liegend erschienen, war die Annahme gegeben, sie könnten diese Zellen durchwachsen haben. Dazu kam, daß an den Längswänden ein deutlicher Plasmabelag vorhanden schien, der in der weniger gelungenen Aufnahme allerdings nicht sichtbar, wohl aber in der vorausgehend ausgeführten Zeichnungsskizze eingezeichnet ist (vgl. die Textfig. 12 *d*). Heute fasse ich die Sache anders auf, vor allem in keinem Falle als Durchwachsung. Zwei Deutungsmöglichkeiten liegen vor. Es können die *Arceuthobium*-Elemente wirklich radial gestrichen und so durchschnitten worden sein, sie stehen aber in der Schnittebene nicht innerhalb einer langgestreckten Zelle sondern innerhalb eines Interzellularraumes und der vermeintlich gesehene Plasmaschlauch war durch das den Wänden der begrenzenden Zellwände eingelagerte und anliegende Calciumoxalatgerinsel vorgetäuscht.

Eine zweite mögliche Erklärung des Falles ist die, daß die *Arceuthobium*-Elemente sich als Zellreihen oder -Bänder, tangental und horizontal zwischen den Elementen der *Juniperus*-Rinde durchzwängten, wobei die Parasitenzellen infolge ihres hohen Turgordruckes weit in das Lumen der benachbarten Rindenzellen vorragten. Der Tangentalschnitt muß dann diese Vorsprünge der *Arceuthobium*-Zellen durchschnitten haben, die Durchschnitte erscheinen dann tatsächlich im Innern der langgestreckten Rindenelemente und auch der den Wänden dieser anliegende Plasmaschlauch wäre dann tatsächlich ein solcher gewesen. Damit haben wir den zweiten Fall berührt, der wohl zweifellos häufig das Durchwachsen von Zellen vortäuscht. Wir wollen dies an einer Reihe von Bildern erläutern, vorwiegend Tangentalschnitten durch die Rinde entnommen. Wenden wir uns zunächst der Textfig. 10 zu.[1] Das Schnittbruchstück in *b* zeigt uns oben eine zusammenhängende Zellenkette, die sich vorwiegend aus *Arceuthobium*-Zellen, vermutlich in der Mitte auch aus Markstrahlzellen zusammensetzt. Unten sind isoliert oder gepaart nur *Arceuthobium*-Elemente, zwischen den Rindenzellen eingezwängt, es sind also die Durchschnitte einreihiger oder doppelreihiger Zellfäden und illustriert das ergänzend die Massenhaftigkeit solcher, wie sie im Flächenbilde, Textfig. 5, einigermaßen veranschaulicht. Schon hier sehen wir, wie sich die Parasitenzellen weit in das Lumen der nachbarlichen Wirtzellen vordrängen, so das Zellumen stark einengend und die Zellform stark beeinflußend. Letzteres tritt besonders gut auch in 10 *c* hervor. (Schnitt vorausgehend mit Phloroglucin + H Cl behandelt,

---

[1] *a* ist bei 435facher, *b* und *c* bei 220facher Vergrößerung gezeichnet.

dann in Glyzeringelatine eingeschlossen.) Einige Schwierigkeiten bietet der Deutung das in 10 *a* dargestellte Schnittfragment. Sicher ist, daß links oben der Querschnitt durch einen Rindenmarkstrahl, rechts hingegen durch einen Pseudomarkstrahl, bestehend aus *Arceuthobium*-Zellen, vorliegt. Die Dreierzellgruppe und die runde

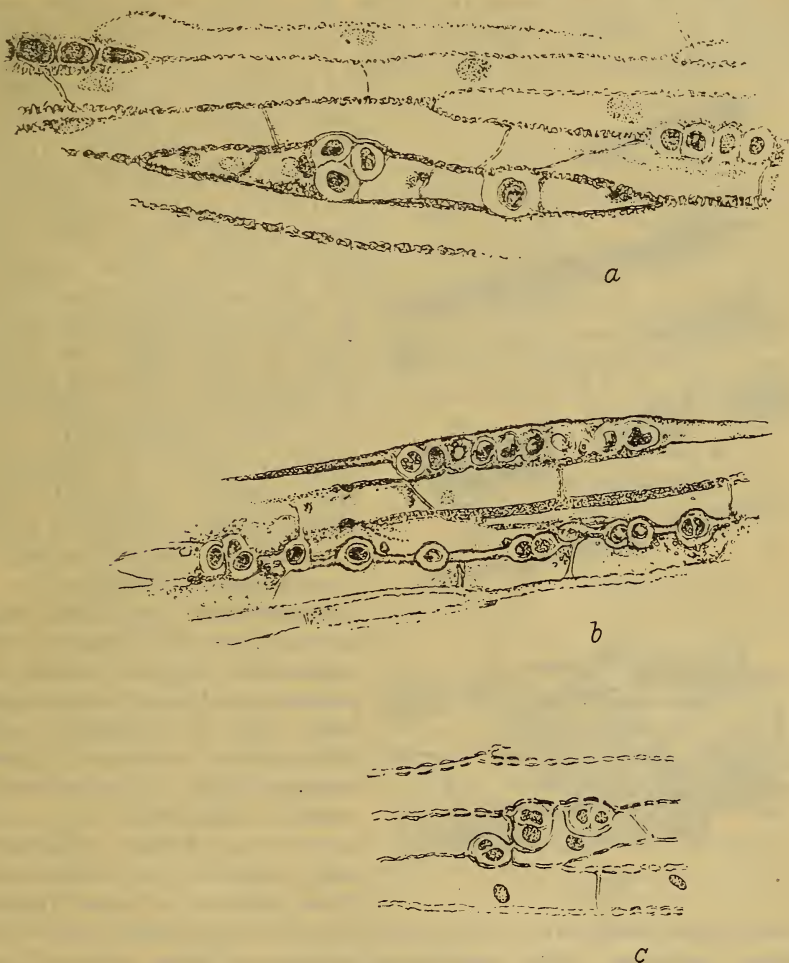


Fig. 10.

Zelle rechts davon sind durch die stark gequollenen Membranen ebenfalls deutlich als dem Parasiten angehörig gekennzeichnet. Aber die Lage dieser Elemente ist derartig, daß hier tatsächlich an eine Durchwachsung einer Wirtszelle durch den Schmarotzer gedacht werden könnte.[1] Allein die Unzahl sicherer Fälle, die sich

[1] Die rauhen Zellkonturen, mit denen die Zeichnerin besonders die Längswände in den Textfig. 10 *a* und *b* und 11 *a*, *b* wiedergegeben hat, sind auf das

klar und deutlich auf Einzwängen des Parasiten zwischen die Wirtszellen zurückführen lassen, mahnt zur Vorsicht. Es sei diesbezüglich noch auf die Textbilder in Fig. 11 (gezeichnet bei Vergr. 220) hingewiesen. Es handelt sich in beiden Fällen um Tangentalschnitte, die mittels des Mikrotoms durch von *Arceuthobium* etwa 10 Jahre lang durchwucherte *Juniperus*-Rinde angefertigt wurden. Der vom Alkohol zu Fällung gebrachte eiweißartige Inhalt gewisser Zellen[2] ist schraffiert gezeichnet. Der Schnitt, von dem Bild *a* stammt, war mit Rutheniumrot gefärbt und in Glyzeringelatin eingeschlossen. Man sieht zahlreiche *Arceuthobium*-Zellen, die alle deutlich zwischen den Wirtszellen sich eingezwängt haben, aber weit in das Innere solcher vorragen. Die oberste Reihe zeigt Fälle, wo das Einzwängen besonders weit in das Lumen der einen begrenzenden Wirtszelle gelang. Im Zusammenhang damit wird auch das Verständnis für das Bild in Fig. 11 *b* erleichtert. Hier liegen tangental, annähernd senkrecht auf die längs gerichteten Rindenelemente, verlaufende Zellfäden des *Arceuthobium* vor, deren einer auf eine weitere Strecke verfolgbar war. Die erste, dicht mit geronnenem Eiweiß erfüllte Zellreihe und die folgende helle Zelle könnte man als vom *Arceuthobium*-Faden durchwachsen ansehen (tatsächlich ist er nur weit in die Zellen eingebettet und erscheint im Schnitte in ihnen liegend, wie unter Heranziehung des Bildes in *a* leicht verständlich wird); dann wächst der Faden zwischen zwei auseinandergedrängten Zellen, einer etwas Eiweiß führenden und einer hellen hindurch, schiebt sich unter eine helle inhaltsarme, ist hier durchschimmernd zu verfolgen, nicht

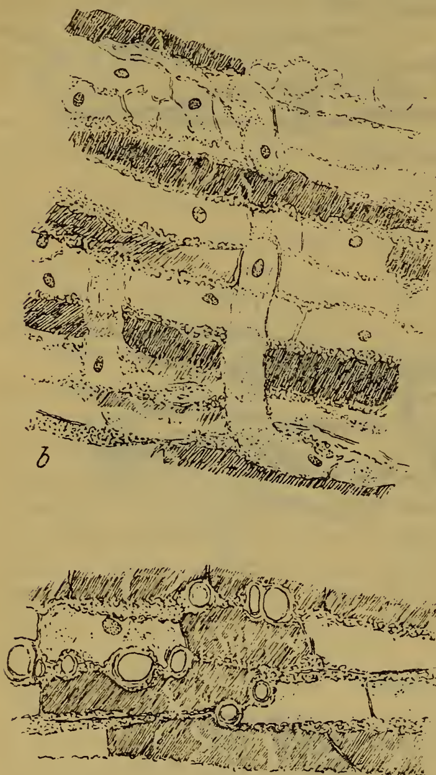


Fig. 11.

den Zellwänden der *Juniperus*-Rinde massenhaft eingelagerte Calciumoxalat zurückzuführen. Besonders die Radialwände sind überreich an solchem und entspricht ihm auch das Gerinsel, das diesen Wänden in De Bary's vgl. Anatomie (Fig. 211, einem Querschnittsbilde) eingezeichnet ist. Eine Erklärung dafür ist allerdings nicht beigefügt.

[2] Sie entsprechen den Elementen, die Strasburger bei den Koniferen als »eiweißhaltige Zellen« bezeichnet. Darüber wird noch später gehandelt werden.

hingegen unter der folgenden Eiweißzelle, nach deren Passierung er erst wieder emportaucht und erkennbar wird. Der Mikrotomschnitt, dem Fig. 11 *b* entstammt, war mit Pikrokarmin und Gentianaviolett gefärbt.

Noch sei hier auf Fig. 6, Taf. VI, verwiesen. Das Bild gibt einen Tangentalschnitt durch die Rinde bei 120facher Vergr. Er wurde mit Javell'scher Lauge behandelt und dann mit Hämatoxylin gefärbt, in Glyzeringelatine eingeschlossen. Die *Arceuthobium*-Zellen haben in ihren gequollenen Wandungen den Farbstoff besonders stark aufgenommen und waren so von den Markstrahlzellen gut unterscheidbar, allerdings im Präparate noch besser als in der Aufnahme. Im Bilde treten wieder Fälle auf, wo scheinbar Durchwachsungen vorliegen, so links ober der Mitte und am rechten Rande unter ihr. Ferner enthält es einen reinen »Pseudomarkstrahl« (rechts in der Nähe der Zahl 6), oberhalb dieses einen reinen, echten Markstrahl (9 Zellen umfassend), reichlicher aber Markstrahlzellen mit *Arceuthobium*-Zellen in der verschiedensten Weise vereinigt. So unter dem Pseudomarkstrahl ein zum Teil doppelreihiges Aggregat, 9 Zellen umfassend, davon rechts 6 *Arceuthobium*-Zellen, links 3 Markstrahlzellen. Ziemlich zentral eine 7zellige Kette, 6 Zellen davon Markstrahlzellen, die 7., mitten eingeschoben, eine *Arceuthobium*-Zelle. Mehrfach liegen Fälle vor, wo der scheinbare Markstrahl zur Hälfte aus Markstrahl-, zur Hälfte aus *Arceuthobium*-Zellen besteht (unten im Bilde).

Ganz hervorragend schön gelingt die Unterscheidung der *Arceuthobium*-Zellen von den Markstrahlzellen an Tangentalschnitten durch das Holz befallener *Juniperus*-Sprosse, wenn solche mit Javell'scher Lauge behandelt waren und dann Chlorzinkjod zugesetzt wird. Dies veranschaulichen die Bilder in Textfig. 12 (Vergr. 220). Die Schnitte gewinnen einen blauschwarzen Grundton infolge Reaktion der Zelluloseschichten der Tracheiden, auch die Membranen der Markstrahlzellen werden blau, hingegen erscheinen die der *Arceuthobium*-Zellen stark gequollen und weiß. Auch inhaltlich sind sie an dem mir vorliegenden Schnitte verschieden. Die *Arceuthobium*-Zellen stärkereich, die der Markstrahlen goldgelbe Tröpfchen, offenbar fettes Öl führend. Fig. 12 *a* zeigt scharf hervorgehoben die fünf Zellen umfassende Gruppe von *Arceuthobium*-Zellen, die an Markstrahlelemente anschließt, während rechts und links normale Markstrahlen vorhanden sind. In 12 *b* liegt abermals eine Kombination von *Arceuthobium*-Zellen mit Markstrahlzellen vor. An zwei Markstrahlzellen schließt ein Paar *Arceuthobium*-Zellen an, ein anderes Paar solcher hat sich seitlich zwischen die Tracheide und die untere Markstrahlzelle eingezwängt. An der Flanke rechts ein normaler Markstrahl. In schematischer Skizze ist in 12 *c* noch ein besonders instruktiver Fall beigefügt. Es ist das Angenehme an derartigen Präparaten, daß sie auch nach monatelangem Liegen, durch Zugabe eines frischen Tropfens Chlorzinkjod immer wieder die instruktiven

Bilder hervortreten lassen. Der skizzierte Fall betrifft abermals eine zwischen zwei Tracheiden eingezwängte Vereinigung von Markstrahl- und *Arceuthobium*-Zellen. Erstere sind mit *m*, letztere mit *a* bezeichnet. Auf den ersten Blick hat man den Eindruck eines einreihigen, langen Markstrahles. Er beginnt oben mit 5 Markstrahlzellen, auf die 4 von *Arceuthobium* folgen, dann eine Markstrahlzelle, abermals eine von *Arceuthobium* und zum Beschluß wieder eine Markstrahlzelle. Außerdem sind aber links neben den 4 *Arceuthobium*-Zellen noch vier zusammengedrückte Markstrahlzellen erkennbar, so daß es sich tatsächlich um einen 11 Zellen umfassenden Markstrahl handelt, von denen aber vier durch die Parasitenzellen zur Seite gedrückt wurden.

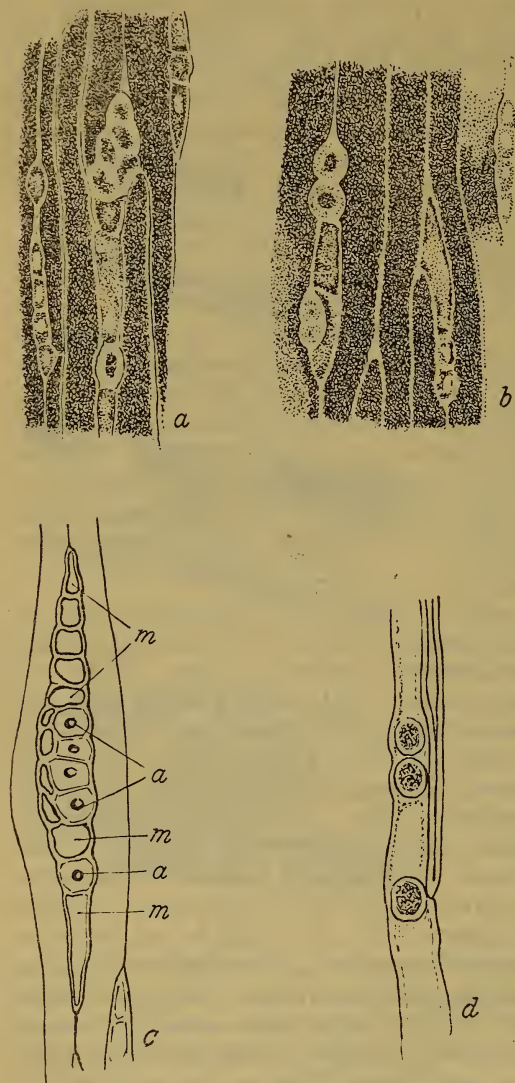


Fig. 12.

Die vorgebrachten Details dürften zur Genüge erhärten, daß bei eingehender Prüfung nichts auf Absorption der Markstrahlzellen des *Juniperus* durch den Parasiten hinweist, sondern sie stets nur Verlagerung und allenfalls Zusammengedrücktwerden betrifft. Und darum dürfen wir auch annehmen, daß in altbefallenen *Juniperus*-Sprossen, in denen sich die radial den Holzkörper durchziehenden Stränge des Parasiten durch häufige Zellteilung stark vermehrt haben und eine arge Zerklüftung des Holzkörpers eingetreten ist, die Elemente der Markstrahlen in ihnen verschoben, oder mehr minder zerquetscht noch vorhanden sind, wenn sie auch aus der Masse von Zellen nicht hervortreten. Fehlen werden sie allerdings, falls ein solcher Komplex von vornherein nur aus einem Pseudomarkstrahl hervorgegangen ist.

Ein Stück eines Tangentalschnittes durch das Holz eines schon durch mehrere Jahre von *Arceuthobium* durchwucherten *Juniperus*-Sprosses bringt Fig. 1 der Taf. VI zur Anschauung. Das Präparat war mit Rutheniumrot gefärbt und in Kanadabalsam eingeschlossen. Die Vergrößerung beträgt nur 95; es war beabsichtigt, ein Übersichtsbild für die stärker hervortretenden Störungen im Holz zu gewinnen, gegenüber den jüngeren Stadien, die Fig. 4, Taf. I, vorführt. Das kaum ein zur Gänze intakt verbliebener Markstrahl vorhanden ist, wird ersichtlich. Ebenso auch, daß die breiteren und längeren Komplexe durch sekundäre Vereinigung ursprünglich getrennter, infolge der starken Vermehrung der *Arceuthobium*-Zellen zustande gekommen sind. Links, wo sie der Schnitt nicht ganz genau quer durchschnitten hat, sind besonders umfangreiche vorhanden. Rutheniumrot hebt die *Arceuthobium*-Elemente wohl infolge des hohen Anteiles, den Pektinstoffe am Aufbau der Membran haben, stark hervor. Immerhin sind in diesen alten Strängen des Parasiten auch schon verholzte, wasserleitende Tracheen differenziert und durch abweichenden Farbenton im Präparate angedeutet, nicht aber gelingt es den Anteil, den Markstrahlzellen des *Juniperus* an ihnen haben, zu bestimmen. Mit der vorangehend besprochenen Methode — Behandlung der Schnitte mit Eau de Javelle und darauf mit Chlorzinkjod — gelänge aber vermutlich auch an solchen Präparaten noch die Differenzierung von beiderlei Elementen.

Wir sind also zur Überzeugung gelangt, daß *Arceuthobium* unter Ausnützung der hohen osmotischen Leistungsfähigkeit seiner Zellen die Gewebe des Wirtes auseinanderspaltet und so, wie wir zu verfolgen Gelegenheit hatten, massig zu durchsetzen vermag. Wie wir schon hinwiesen, treten infolgedessen starke Deformationen an den *Juniperus*-Zellen auf. Nicht nur an Parenchymzellen der Rinde ist das verfolgbar (vgl. Textfig. 10 *c*), sondern auch und besonders an den mechanischen Fasern der Rinde und den Tracheiden des Holzes.

Die ersteren erhalten unter Einwirkung zwischengezwängter *Arceuthobium*-Zellen oft Längsbegrenzungen, die an Sägezähne erinnern, und wenn der Angriff von zwei gegenüberliegenden Seiten erfolgte, sehr starke Einengungen des Innenraumes. Eine derartige Deformation kann annähernd veranschaulicht werden, wenn man in Fig. 4, Taf. VI, die von unten in das *Arceuthobium*-Gewebe hineinragende Endigung einer Tracheide betrachtet. Ein Beispiel, zu welchen Abnormitäten die Tracheiden des Holzes durch das Einzwängen der *Arceuthobium*-Ketten veranlaßt werden, gibt auch das auf Taf. III, Fig. 4, bei 255facher Vergr. aufgenommene Fragment eines Tangentalschnittes, der in Chlorzinkjod lag. Besonders sei auf die merkwürdige Zapfenbildung in der Mitte hingewiesen, die wohl einer Falte entspricht, zu deren Entstehung der von den Parasitenzellen ausgehende Reiz auf die Tracheide

Veranlassung gab. Solche schwer zu deutende und verwickelte Fälle ließen sich viele vorbringen. Die absonderlichen Gestalten, zu denen die Tracheiden unter Einwirkung des *Arceuthobium* gelangen, belegt auch die in Textfig. 13 gegebene Partie eines Tangentalschnittes, die unter Benützung einer mikrophotographischen Aufnahme (Vergr. 185) gezeichnet wurde. Das Präparat entstammt einem abgestorbenen *Juniperus*-Sproß, der 15, noch relativ junge Parasitenpflänzchen (Aussaat Dezember 1911, Keimung 1912, abgestorben August 1914) trug. Es wurde mit basischem Fuchsin tingiert und in Kanadabalsam eingeschlossen. Meistenteils liegen Kombinationen von Markstrahl- und *Arceuthobium*-Zellen vor. Um das Zentrum, wo die maximale Vermehrung der letzteren erfolgt war, tritt die gestaltliche Beeinflussung der Tracheiden am stärksten hervor. Es sei nur auf die zusammengebogene im Zentrum hingewiesen, deren Umrisse etwa an den Durchschnitt eines Stockzahnes mit 2 eng aneinander liegenden Wurzeln erinnern.



Fig. 13.

Alle Anzeichen sprechen dafür, daß der Parasit diese Deformationen der Wirtszellen nur in ihrem jugendlichen Zustande zu vollführen vermag. Besonders arge Verlagerungen der Gewebe beobachtete ich an einem Keimpflänzchen, bei dem wahrscheinlich der jedenfalls seltene Fall vorlag, daß der Einbruch in den jungen *Juniperus*-Zweig besonders impulsiv, in der Weise eines primären Senkers, durchgeführt worden war. Die Radialschnitte durch das Holz ergaben absonderliche Bilder, in denen das Unterscheiden von Markstrahl- und Parasitenzellen nur zum Teil gelang. Das Objekt war in Formol konserviert; die Schnitte wurden mit Hämatoxylin nach Corazzini gefärbt und in Kanadabalsam eingeschlossen. Bruchstücke einer mikrophotographischen Aufnahme (Vergr. 132) enthalten die Bildchen 3 *a* und 3 *b* auf Taf. II. In 3 *a* ist der in der Mitte gelegene, da tonnenförmig erweiterte Strang jedenfalls *Arceuthobium* angehörig; er verschmälert sich nach links hin, um sich dann wieder verbreiternd, im Sinne des Streichens der Tracheiden umzubiegen. Ebenso liegen in 3 *b* wohl Markstrahl- und *Arceuthobium*-Zellreihen vor. Die weiteren gehören sicher letzterem an; auch sieht man unten

wieder ein bogenförmiges Umbiegen eines Zellstranges, gewissermaßen der Ausdruck für die Suche nach den Orten, die dem Durchzwängen geringeren Widerstand entgegensetzen. Auch die in Textfig. 9, *c* gegebene Skizze ist dem gleichen Präparate entnommen.

Solches Verlassen der ursprünglichen Richtung erklärt dann auch, wie am Querschnitt, abseits vom Markstrahl, eine inselartige Gruppe von *Arceuthobium*-Zellen auftritt, wie es Skizze *d* der Textfig. 9 zeigt, oder wie die seitliche Verbindung radial verlaufender Stränge des Parasiten erfolgt (*a* und *b*, Textfig. 9).[1]

Daß das ältere Holz dem Vordringen der Auszweigungen des Absorptionssystems ein Hemmnis bereitet und eine solche Grenze nur wenig und ausnahmsweise noch überschritten wird, dafür sprechen die Querschnittsbilder, die in den Figuren 5 auf Taf. IV, 1 auf Taf. V und 4 auf Taf. II nach mikrophotographischer Aufnahme wiedergegeben sind. Fig. 5, Taf. IV (Vergr. 156), zeigt eine Partie eines Querschnittes, der ober der Mitte des in Textfig. 1 gezeichneten Sprosses geführt worden war. Das *Arceuthobium*-Pflänzchen auf ihm stammte von einer Aussaat vom Dezember 1912, war also 1913 aufgegangen. Im Oktober 1914 wurde der Sproß abgeschnitten. Der Querschnitt läst 5 Jahresringe unterscheiden, von denen der ex 1913 sehr schwach, der des Jahres 1914 besonders mächtig war. Im Bilde ist etwas vom 3. Jahresringe, dann der schmale 1913er und etwas von 1914er vorhanden. Die *Arceuthobium*-»Senker« endigen alle wesentlich im gleichen Niveau, innerhalb des 1913er Jahrringes, d. h. sie werden Mitte der Vegetationsperiode das Kambium durchbrochen haben, erreichten aber an den fertiggestellten Tracheiden die Grenze, an der sie gestaut wurden. Das Bild Fig. 1, Taf. V (Vergr. 140), zeigt ähnliche Verhältnisse. Auch an dem Sprosse, dem dieser Querschnitt entnommen wurde, war die Aussaat des Samens, der die *Arceuthobium*-Pflanze ergab, im Dezember 1912, die Keimung 1913, und die Entnahme des Sprosses im September 1914 erfolgt. Das Bild enthält einen Teil des 1913er Jahrringes und den 1914er. Die radialen Einbrüche erreichen zumeist nur die Grenze beider Jahresringe, einzelne sind, wie am Präparate ersichtlich, etwas auch in den 1913er verfolgbar. Sie werden aber nicht alle gleichzeitig das Kambium erreicht haben. Der Schnitt war mit Pikrokarmin (Kernfärbung) und basischem Fuchsin gefärbt. Infolge des letzteren Tinktionsmittels sind an den radialen Einbrüchen des Parasiten auch die zarten Spiralverdickungen seiner Tracheen in der Aufnahme erkennbar, und zwar finden sich, im Gegensatz zu den Angaben v. Tubeuf's, solche auch schon in den der Breite nach einreihigen Einbrüchen.[2] Das kann man übrigens auch aus der Fig. 4, Taf. IV, ersehen. Unsere Fig. 1, Taf. V, gibt auch wieder ein anschauliches

---

[1] Die Bilder der Textfig. 9 sind alle bei 220facher Vergrößerung gezeichnet.

[2] v. Tubeuf sagt p. 271: »Die in den Markstrahlen verlaufenden Senker bilden anfänglich nur Parenchym und nur umfangreicher gewordene bilden auch Gefäße.«

Bild von der argen Zerklüftung des Wirtsholzkörpers, die schon die jugendliche Schmarotzerpflanze vollführt. Wir sehen in der Mitte eine einreihige Tracheidenplatte von zwei Einbrüchen des Parasiten isoliert, ja in der Nähe des Jahrringes kommen die beiden Einbrüche sogar zur Vereinigung. Auffallend sind am Ende des breiteren Einbruches auch die zwei ober der Jahrringgrenze befindlichen Tracheiden mit ihrem mehr rundlichen Querschnitt. Es erweckt dies die Frage, ob denn der Parasit nicht doch auch etwas verquellend und erweichend auf die Tracheiden einzuwirken vermöge? Solche Vermutung, die zuerst auch mit der Annahme gepaart war, daß *Arceuthobium* Wirtszellen zu durchwachsen vermöge, waren auch nahegelegt durch Bilder, wie sie Fig. 4, Taf. IV (Vergr. 156; Präparat gefärbt mit Hämatoxylin und basischem Fuchsin in Kanadabalsam), und die in *a*, *b* und *e* der Textfig .9 gegebenen, aufdrängten. In Fig. 4, Taf. IV, sehen wir von dem markstrahlartig das Holz durchziehenden Strange, links von der Mediane nach rechts eine seitliche Auszweigung abgehen, die ganz den Eindruck erweckt, es wäre hier ein Einbruch in Tracheiden erfolgt. Gleiches gilt auch von der Endigung desselben Stranges. Wir fassen das aber jetzt für keinen Beweis für das Durchwachsen von Zellen durch den Parasiten auf, sondern sind durch die eingehende Untersuchung der Frage der Überzeugung, daß auch in solchen Fällen nur Einzwängen zwischen die Zellen der Wirtspflanze vorliegt. Noch sei für das gleiche Bild auf die querdurchschnittene *Arceuthobium*-Zelle, erkennbar durch die Membranbeschaffenheit und den Zellkern, hingewiesen, die sich in der rechten Hälfte, seitlich eines Markstrahles befindet.

Was nun die Bilder *a*, *b*, *e* der Textfig. 9 betrifft, sind sie alle einem Querschnitte entnommen, der durch den in Textfig. 1 abgebildeten Sproß, etwas ober der Mitte der Hypertrophie, geführt war. Der Schnitt wurde mit Hämatoxylin nach Corazzini gefärbt und in Kanadabalsam eingeschlossen. An diesem Präparate gewinnt man an vielen Stellen den Eindruck, daß der Parasit auch erweichend auf die Wandungen der Tracheiden einzuwirken vermag. Besonders kann eine solche Annahme kaum unterlassen werden bei Betrachtung der Stelle, die *a* darzustellen versucht. Die zwischen dem zweireihigen *Arceuthobium*-Strang und seiner Auszweigung zwickelartig gelegenen Tracheiden sehen, so wie die rechts von der Auszweigung und dem folgenden Parasitenstrang gelegenen, entschieden alteriert und mehr minder verquollen aus. Auf Verschiebungen und Verlagerung weist auch, daß man sicher Flächenansichten einzelner Hoftüpfel am Querschnitt wahrnehmen kann.

Eine ähnliche Beeinflussung der Tracheiden tritt etwas auch in *b*, in dem Zwickel hervor, der zwischen dem Hauptstrang des *Arceuthobium* und seiner unterhalb einer Tracheide nach rechts abgehenden Auszweigung liegt, die nach einer Holzparenchymzelle des *Juniperus* zieht. Nach einer zweiten solchen Zelle ist eine nasenartig vorspringende Zelle des rechts die Begrenzung bildenden Stranges von *Arceuthobium* auffallend.

Das Bild in *e*, Textfig. 9, entspricht im wesentlichen der Fig. 5, Taf. IV (und der Fig. 4, Taf. II),[1] ist nur einem andern Querschnitt durch das gleiche Objekt (vgl. p. 33) entnommen und bringt eine Stelle im Detail bei stärkerer Vergrößerung (zirka 220). Es handelt sich um die gestauten Enden der *Arceuthobium*-Einbrüche, die allerdings entstanden, als der Parasit das Kambium mit ihnen erreicht hatte, er also jugendlichem Gewebe des Wirtes gegenüberstand. Da scheint nun wieder zwischen den voluminösen Reihen der Parasitenzellen eine zusammengedrückte, verkümmerte Tracheidenreihe zu liegen und auch an der rechten Flanke der stärkeren *Arceuthobium*-Zellreihe ist eine Alteration der *Juniperus*-Elemente erkennbar, wenn auch nicht in dem Maße, als es die Zeichnerin im Bilde dargestellt hat. Mit dieser erweichenden Wirkung der Parasitenzellen auf die Wandung anliegender Tracheiden hängt nun vielleicht eine geringere Verholzung im vom *Arceuthobium* durchwucherten Bezirk des Holzes zusammen, was Tinktionspräparate bei Anwendung von basischem Fuchsin wahrnehmbar machten. In solchen sieht man oft nur an den Mittellamellen die Färbung eintreten.

Kennzeichnend ist auch die Erscheinung, daß das vom Parasiten stark durchwucherte Holz nicht nur an Masse (Breite der Jahresringe) auffällt, sondern auch durch die Weite der Elemente. Dies gilt wenigstens solange, als der Wirt durch Überhandnehmen des Parasiten nicht erschöpft ist. Eine Partie solchen Holzes zeigt Fig. 3. Taf. III. Die ganz ungewöhnlich weiten Tracheiden an der rechten Seite befanden sich oberhalb eines darunter hinwegziehenden Saugstranges. Die sehr bemerkbare Hypertrophie des Tragastes, an der Stelle, wo ein *Arceuthobium* seine Entwicklung begann, kommt in erster Linie durch die Wucherung des Zuwachses im Jahresring, in dem der Parasit seine Ausbreitung vollzieht, zustande.[2] Es mag das zum Teil eine Reizwirkung sein, die die jugendlichen Zellen des Wirtes trifft, zum Teil aber auch eine Folge dessen, daß die Pumpkraft, die der Parasit auf den Zufluß von Wasser und Nährstoffen ausübt, anfänglich wenigstens, teilweise

---

[1] Der Textfig. 9, *e* entspricht wohl die in Fig. 4, Taf. II, vorliegende mikrophotographische Aufnahme (Vergr. 170).

[2] v. Tubeuf führt für *A. Douglasii* die Hypertrophie auf die bedeutende Masse zurück, die der Parasit durch seine Rindenwurzeln, Ausschlagssprosse etc. in der Rinde bildet (a. a. O., p. 236). Das kann sekundär mitwirken, das primäre ist die Wucherung im vom *Arceuthobium* erreichten Jahresring.

Es verdient Erwähnung, daß, wie aus der Abhandlung von L. Géneau de Lamalière (»Sur les mycocécidies des Gymnosporangium«, Ann. d. Sc. nat., 8. Ser., T. 1, Paris 1905) hervorgeht, zwischen der Einwirkung des pilzlichen Schmarotzers und der von *Arceuthobium* auf *Juniperus* manche Ähnlichkeiten vorhanden sind. Auch der Pilz veranlaßt »modifications les plus profondes« in den Markstrahlen und speziell für Gymnosporangium clavariaeforme wird festgestellt. daß innerhalb des Bezirkes der Cecidien die Jahresringe breiter sind als im normalen Holz, so daß sie Anteil haben am Zustandekommen der Hypertrophie.

auch dem Wirtsgewebe zugute kommt. Diese Erscheinung bedingt ja außer der Hypertrophie, durch die sich jede, genug von einer zweiten entfernt sich entwickelnde Pflanze markiert, auch die, daß *Arceuthobium* bei isoliertem Befall auf *Juniperus* typische Hexenbesenbildung zu veranlassen vermag.[1]

Die hypertrophische Ausbildung der Jahresringe läßt sich auch an unseren Bildern einigermaßen verfolgen. Der Querschnitt durch den in Fig. 1, Taf. I, dargestellten *Juniperus*-Sproß betrifft eine Parasitenpflanze, dieim Frühjahr 1913 gekeimt hatte, nach außen noch nicht hervorgebrochen war, ihre Anwesenheit aber durch eine merkbare Hypertrophie verriet. Der Sproß wurde am 17. Jänner 1914 abgeschnitten. Das bei 30facher Vergrößerung wiedergegebene Bild läßt annähernd erkennen, was das Präparat bestätigt, daß vier Jahresringe unterscheidbar waren. Durch die Zerfressenheit ist der 1913er Jahresring gut markiert und tritt seine verhältnismäßigere Breite gegenüber den vorangegangenen hervor. Das Präparat — und auch im Bilde kommt es zum Ausdruck — ist aber noch dadurch interessant, daß es einen im allgemeinen gewiß seltenen Ausnahmsfall aufweist. Während in der Regel der Schmarotzer nur im Holzkörper jenes Jahres nachweisbar ist, der im Jahre der Keimung zuwuchs, ist er im vorliegenden Falle an einer Stelle auch im 1912er und selbst 1911er Jahresring nachweisbar. Relative Zartheit des Sprosses, geringes Ausgereiftsein der Gewebe mag das begünstigt haben.

Der Querschnitt, der in Fig. 2, Taf. III, bei 23facher Vergrößerung wiedergegeben ist, wurde durch den in Textfig. 1 abgebildeten Sproß angefertigt. Er zeigt drei Jahresringe, nur der letzte 1914 zugewachsene ist vom Parasiten durchwuchert; er weist eine größere Breite auf als die beiden vorangegangenen zusammen.[2] An Querschnitten durch den zentralen Teil der Hypertrophie des Sprosses war Parasitengewebe auch im 1913er Jahresring vorhanden, (in dem vom Zentrum entfernteren ist er erst später eingewandert und konnte sich deshalb erst im 1914er Holzzuwachs betätigen). Dieser Fall trifft zu für den etwas stärker (27fach) vergrößerten Querschnitt in Fig. 1, Taf. IV. Die Durchwucherung des Holzes und infolgedessen seine Zerklüftung durch das Absorptionsgewebe von *Arceuthobium* ist hier viel weiter vorgeschritten; obwohl auch im 1913er Jahresring vorhanden, ist er am massigsten doch im 1914er entwickelt, der an Breite die beiden vorausgegangenen beträchtlich

---

[1] Man vergleiche meine Mitteilungen: 1. »Ein Hexenbesen auf *Juniperus communis L.*, verursacht durch *Arceuthobium oxycedri* (D. C.) M. Bieb. (Naturw. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtschaft, 1914, p. 36) und 2. »Die Bedingungen, unter denen durch den Parasitismus der Zwergmistel *(Arceuthobium oxycedri)* auf *Juniperus* Hexenbesen entstehen können« (Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten, XXVIII. Bd., 1918, p. 193).

[2] Fig. 2, Taf. III, ist aufgenommen, um auch die endogen in der Wirtsrinde erfolgende Anlage der Sproßknospen in einem Bilde vorzuführen. Die eine ist schon nach außen hervorgebrochen, die andere war noch in der Rinde geborgen.

übertrifft. Zur Erläuterung des Bildes ist es nötig hinzuzufügen, daß die dem Kambium nahe Zone, die mit einem Jahresringe verwechselt werden könnte, den in einer Ringlinie angeordneten Holzparenchymzellen des *Juniperus* innerhalb des 1914er Jahresringes entspricht.

Endlich zeigt Fig. 1, Taf. V, einen Teil eines Querschnittes durch einen Sproß, der im September 1914 abgeschnitten worden war. Von den vier Jahresringen war der vom Parasiten durchwucherte 1914er weitaus der breiteste. Das Bild (Vergr. 140) läßt auch die Weitlumigkeit der Tracheiden erkennen. Beachtung verdient, daß sie nicht im Frühjahrszuwachs ihr größtes Maß erreichten, sondern erst in vorgeschrittener Jahresperiode. Auf die ganz abnorm weiten Tracheiden, die Fig. 3, Taf. III, aufweist, wurde schon früher hingewiesen.

IV. Differenzierung im Absorptionssystem.

In morphologischer Hinsicht ist darauf hinzuweisen, daß von einfachem Zellfaden bis zum Hunderte von Zellen aufweisenden Strange alle Übergangsstufen vorkommen und daß letzterer, zumeist wohl ontogenetisch aus einem einfachen Zellfaden hervorgegangen ist. Es gleiten die Unterschiede »von starken und zarten Rindenwurzeln« ebenso wie jene von »breiten und schmalen Senkern« und kann die Ansicht von Solms »die schmalen Senker sind Zweige der zarten Rindenwurzelverästelungen« nicht als zutreffend anerkannt werden. Zeit der Entstehung einerseits, andrerseits die Gunst der Verhältnisse und der Ort — Rinde oder Holzkörper des Wirtes — bestimmen den Grad und die Art der Ausdifferenzierung, welche die Teile des Absorptionssystems erreichen. Wie schon eingangs hervorgehoben, empfiehlt es sich, vom morphologischen Wurzelbegriff ganz abzusehen. Das Absorptionssystem übernimmt neben der Absorption auch Leitungsfunktion und je stärker seine Stränge werden, um so mehr tritt auch ihre Anpassung an die Leitfunktion in der Differenzierung hervor. Diese Differenzierung beschränkt sich auf die Ausbildung eigener, der Wasserleitung dienender Elemente von Gefäßen und Tracheiden. Solms sagt von den »größeren Wurzelzweigen«: »wir erkennen in ihnen annähernd zylindrische, epidermislose, mit axilem Gefäßstrange versehene Gewebsmassen, die sich mit dem umgebenden Bastparenchym der Nährrinde fest verbunden, schlängelig zwischen dessen Zellen hindurchdrängen. — Sehen wir vom Gefäßstrange ab, so lassen sich keinerlei weitere Gewebsdifferenzen in ihnen entdecken und finden wir sie aus lauter gleichartigen, mehr oder weniger langen, zylindrischen, ziemlich schmalen, dünnwandigen, protoplasmareichen und wenig Chlorophyll enthaltenden Zellen zusammengesetzt.« Es ist richtig, daß in allen halbwegs größeren Querschnitt erreichenden Strängen, die innerhalb der Rinde verlaufen, früher oder später zentral eine Gruppe von Gefäßen auftritt. Fig. 3, Taf. IV, zeigt

einen Strang im Durchschnitt, jugendlichen Zustandes, der Differenzierung noch entbehrend (Vergr. 235). In Fig. 2, Taf. VI, ist aber die mikrophotographische Aufnahme eines Tangentalschnittes durch die Rinde eines *Juniperus*-Sprosses zu sehen, der überreich seit Jahren (Kulturen 1911 und 1912 eingeleitet) vom Parasiten durchwachsen war. Der Mikrotomschnitt läßt trotz nur 75facher Vergrößerung infolge guter tinktioneller Differenzierung ziemlich viel Detail unterscheiden. Die Tinktion wurde mit Pikrokarmin nach Cuccati, basischem Fuchsin und Hämatoxylin nach Delafield vorgenommen, das Präparat in Glyzeringelatin eingeschlossen. Pikrokarmin und Hämatoxylin färbten die gleichen Elemente und summierten sich zu einem Mischton mit Vorwiegen des Hämatoxylins. Durch sie sind die Kerne und Inhaltsstoffe in Siebparenchym gefärbt, die vorläufig nicht weiter erörtert werden sollen. Das basische Fuchsin hat die Tracheiden in den Gefäßsträngen hervorgehoben. Drei dieser sind im Querschnitte leicht zu unterscheiden, zwei kleinere und ein größerer (oben). Die Tracheen können als dunkle schwarze Kreise von den Zellkernen wohl unterschieden werden. Sie stehen in den kleineren mehr zentral, im größeren aber über ein größeres Feld mehr locker, in kettenartigen Gruppen zerstreut. Immer bleiben die Tracheen in Strängen, die die Rinde durchziehen, dem Umfang des Querschnittes fern und dienen nur der Längsleitung. Ganz anders verhalten sich Stränge, die radial das Holz durchsetzen. Den Bruchteil des Querschnittes eines solchen Stranges zeigt Fig. 4, Taf. VI (Vergr. 130).[1] Der Schnitt war mit basischem Fuchsin gefärbt und ist in Kanadabalsam aufbewahrt. Auch hier sehen wir als Kreise in Gruppen die Querschnitte der längsleitenden Tracheen; sie bleiben stets vom Umfange entfernt, doch schließen an sie reichlich voluminösere Zellen mit verholzter Wandung und derberer Netzverdickung an und vermitteln die Verbindung der längsleitenden Tracheen mit den Tracheiden des Wirtes. Diese Zellen dürften Tracheiden sein und erinnern einigermaßen an Speichertracheiden. Man könnte sie ihrer Skulptur nach als Gitterzellen bezeichnen. Die rechte Flanke des quer durchschnittenen Stranges und seine untere Endigung sind besonders reich daran, doch fehlen sie auch keineswegs an der linken Flanke.[2] Interessant war mir ein Schnitt, der einen derartigen

---

[1] Die Stränge, die radial in das Holz eintreten, können an altbefallenen starken Sprossen von *Juniperus* bedeutende Mächtigkeit erreichen und an Querschnitten durch diese makroskopisch gut sichtbar sein. Sie erinnern unmittelbar an die Senker der Mistel, da ja alle die vielen sie begleitenden feineren Zweige des Absorptionssystems dem freien Auge nicht erkennbar sind. Derartige Präparate, die mein einstiger im Kriege gefallener Assistent Dr. Seeger angefertigt hat, liegen im Institut vor. Die »Senker« haben beim Übergang in das Holz gut 1 *mm* Durchmesser.

[2] Auch Solms (p. 620) hat diese Gitterzellen schon gesehen und erwähnt ihrer bei Besprechung der »schmalen Senker«. Es heißt dort: »Ihr anatomischer Bau ist einfach; sie bestehen durchaus aus gleichartigen, radial verlängerten, denen der Rindenwurzeln ähnelnden Zellen, denen hier und da, so weit der Senker

Strang so getroffen hatte, daß er einerseits von Tracheiden des *Juniperus*, andrerseits von Elementen der sekundären Rinde begrenzt war. An der Tracheidenseite war wieder die Verbindung der längsleitenden Tracheen mit den Tracheiden durch Gitterzellen vermittelt, an der Gegenseite blieb es bei den vom Umfange entfernt stehenden längsleitenden Tracheen. Der Bau eines solchen Stranges ändert sich also sofort, wenn er den Bereich des Holzes verläßt. Dieser Wechsel im Bau spricht wieder dagegen, hier etwa von Wurzeln zu sprechen. Eine Wurzel bleibt in ihren Kennzeichen Wurzel, unabhängig vom Medium, sowohl in jenem Teil, der etwa über dem Boden an der Luft liegt, als auch in jenem, der sich im Boden oder im Wasser befindet. Abgesehen von den Verschiedenheiten im Bau zwischen Rinden- und Holzsträngen ist aber überhaupt keine engere Beziehung im Bau dieser Stränge zum Bau eines Wurzelstranges vorhanden; wenn auch Anklänge an den radiären etwa in größeren (Fig. 2, Taf. VI) herausgelesen werden könnten, müßte man von den kleineren des gleichen Präparates eher sagen, daß sie an einen hadrozentrischen erinnern. Es handelt sich in ihnen eben nur um Stränge, die gleichzeitig der Absorption und Leitung dienen und bedürfnismäßig in ihrem Bau veränderlich ausgestaltet werden.

In den zarteren Auszweigungen des Absorptionssystems, die das Holz des Wirtes radial durchziehen, sind vorwiegend längsleitende Tracheen mit sehr zarter Ring- oder Spiralverdickung vorhanden. Sie finden sich im Gegensatz zur Angabe v. Tubeuf's[1] auch schon in den an Querschnitten einreihig zwischen den Tracheiden verlaufenden und sind eben an Querschnitten am leichtesten nachzuweisen. Schon Fig. 2 der Tafel von Solms, zeigt eine Trachee einem solchen Strang eingezeichnet. In meinen Bildern findet man sie an den schon bei früherer Gelegenheit besprochenen: in Fig. 4, Taf. IV, und Fig. 1, Taf. V. Auch das kleine Teilstück eines Querschnittes in Fig. 5, Taf. V (Vergr. 150), läßt sie erkennen. Der Schnitt war mit Javelle'scher Lauge behandelt und nach dem Auswaschen in verdünnter HCl mit basischem Fuchsin gefärbt.

Die Differenzierung dieser wasserleitenden Elemente, die Art ihrer Verteilung in den Strängen, die Sonderung innerhalb der das Holz durchsetzenden in längsleitende Gefäße und in diese mit den

---

im Holz des Nährzweiges liegt, einzelne an dessen Zellen angeschmiegte Gefäßelemente von verkürzter und unregelmäßiger Form beigesellt sind.« Auffallender und massiger ist ihr Auftreten allerdings an den »breiten Senkern«, wie unsere Fig. 4, Taf. VI, dartut.

[1] A. a. O., p. 271, sagt T.: »Die in den Markstrahlen verlaufenden Senker bilden anfänglich nur Parenchym und nur umfangreicher gewordene bilden auch Gefäße.« Sehr befremdend ist auch die über die Senker von *Arceuthobium divaricatum*, p. 266, gemachte Angabe: »Innerhalb des Holzkörpers hatten sie keine eigenen Gefäßorgane gebildet, wohl aber in dem weiter nach außen gelegenen Teile (im Bast und in der Rinde der Kiefer).«

Tracheiden des Wirtsholzes verbindende Gitterzellen[1] sprechen im Zusammenhalt mit dem reichen Chlorophyllgehalt des Sproßwerkes von *Arceuthobium* für seine vorwiegend hemiparasitische Natur. Wasser und die Nährsalze muß ihm unbedingt der Wirt liefern. Einige Erscheinungen deuten aber darauf hin, daß er auch organische Nahrung dem *Juniperus* entnimmt. Erwägung verdient in dieser Hinsicht gewiß sein thalloides, mycelartiges, massigste Entfaltung erreichendes Absorptionssystem, das ihn diesbezüglich den Rafflesiaceen nahe bringt. Kein zweiter Halbschmarotzer dürfte ihm darin gleichkommen. Auf eine spezielle Erscheinung, die auch für Entnahme plastischen Materials spricht, soll erst im nächsten Abschnitte hingewiesen werden.

V. Die Schädigung der Wirtspflanzen.

Daß die Wacholderpflanzen durch den Schmarotzer geschädigt werden, ist leicht zu verfolgen. Alle, die *Arceuthobium oxycedri* an seinen natürlichen Standorten zu beobachten Gelegenheit hatten, äußern sich in dem Sinne. Ebenso gilt das wohl auch für die übrigen Arten, die auf andern Wirten leben. Für *A. robustum* auf *Pinus ponderosa* geht das aus Taf. XV, Fig. *A*, der Abhandlung Mac Dougal's[2] hervor, die einen von *Arceuthobium* befallenen Baum nach photographischer Aufnahme wiedergibt, wozu die Tafelerklärung sagt: »dying from the effects of the parasite«. Desgleichen berichtet Peirce vom *A. occidentale*, das er auf *Pinus radiata* beobachtete: »Some young trees in the thickets were dead, from no other apparent cause then the great member of *Arceuthobium* plants which they had borne.« Man vergleiche ferner die zahlreichen, überaus instruktiven Bilder bei v. Tubeuf, auch im Texte verschiedene Stellen, so auch p. 191. Meine Kulturen sprechen im gleichen Sinne. In meiner Abhandlung »Keimung und Entwicklungsgeschichte der Wacholdermistel etc.« berichtete ich, daß ein Ast einer *Juniperus*-Pflanze mit 15 sich entwickelnden Pflanzen von *Arceuthobium* im August 1914 abstarb (die Keimung war 1912 erfolgt) und schloß daraus, daß schon die jugendlichen Pflanzen des Parasiten zu diesem Ergebnis geführt hätten. Doch hob ich schon dort die staunenswerte Widerstandskraft des Wacholders hervor, die einleuchtet, wenn man die außerordentliche Durchwucherung seiner Rinde und des Holzes durch *Arceuthobium* kennt. Aus dem späteren Verfolg meiner Kulturen bin ich auch zur Ansicht gelangt, daß an dem Absterben des erwähnten *Juniperus*-

[1] Das zwar schematische Bild, Fig. 3 der Tafel bei Solms, zeigt in dem am Querschnitte des *Juniperus*-Sprosses in Längsansicht dargestellten größeren Senkern ganz richtig, soweit sie in der Rinde liegen, nur zentrale Gefäßreihen, innerhalb des Holzes aber auch periphere, dem Wirtholz angelagerte.

[2] »Seed dissemination and distribution of Razoumowskia robusta (Engelm.) Kuntze« (Minn. Bot. Studies, XII, 1899).

[3] a. a. O., p. 101.

Astes der Parasit wohl zweifellos mitbeteiligt gewesen ist, jedoch sicherlich auch eine der betreffenden Wacholderpflanze schon inhärente Schwächung; einige Jahre darauf erlag nämlich auch der Rest des *Juniperus*-Stockes dem Tode, während alle übrigen 13 Wacholder meiner Kulturen, und darunter solche mit großer Zahl von *Arceuthobium*-Pflanzen, noch heute leben. Darum betonte ich auch anläßlich meines Münchener Vortrages 1921 wieder die große Widerstandskraft des Wacholders und sagte, »daß die Besiedlung ganz extreme Grenzen überschreiten muß, um das Eingehen des Wirtes herbeizuführen«. Es fehlten damals an meinen Wacholderpflanzen noch auffällige Erscheinungen arger Schädigung. In der Folge sind aber diese mehr und mehr zum Durchbruch gelangt und kommen starke Erschöpfung der *Juniperi*, Absterben einzelner Zweige mit den aufsitzenden *Arceuthobien*, kümmerliches Vegetieren anderer und massenhaftes Abfallen der Sprosse des Parasiten, immer mehr zum Vorschein. Ich kann es mir nicht versagen, als Beleg dafür die Aufnahme einer Pflanze in Taf. VII vorzuführen und kann nur bedauern, daß eine Aufnahme der gleichen Pflanze, als sie sich mit den zahlreichen *Arceuthobien*, die sie trug, noch im besten Zustande befand, unterblieben ist. Der ganze *Juniperus* samt den *Arceuthobien* macht nunmehr einen kümmernden Eindruck. Im Zentrum, an den Hauptsprossen ist noch etwas regeres Leben vorhanden. Gut treten die durch den Parasiten veranlaßten Hypertrophien hervor. An dem noch lebenden Aste, der unter der Mitte rechts abgeht, lassen sich drei aufeinanderfolgende, durch gesonderte *Arceuthobium*-Pflanzen hervorgerufene unterscheiden. Die beiden *Arceuthobium*-Pflanzen, welche die zwei unteren Hypertrophien veranlaßt haben, sind mit ihren Absorptionssystemen offenbar zur Vereinigung gekommen. Die oberste Hypertrophie ist mäßig, zeigt fast keine lebenden, sondern nur mehr die Narben abgefallener Sprosse des *Arceuthobiums* und die oben vorragende Spitze des Tragsprosses ist im Abdorren. Ganz oder wenigstens in ihren Gipfelteilen tod sind die Sprosse links, die an den starken basalen Hypertrophien massenhaft die Narben abgeworfener Sprosse aufweisen. Rechts unten geht ein noch etwas mehr Leben verratender Ast ab; das Vorschreiten der Hypertrophie nach oben ist aber eingestellt, stets ein Zeichen für die vorhandene Erschöpfung. Aber die Anzeichen solcher sind nicht nur an Stöcken vorhanden, die übermäßig mit Parasitenpflanzen besiedelt wurden, sondern auch an solchen, wo es sich wahrscheinlich um eine einzelne *Arceuthobium*-Pflanze, die auf ihnen erwuchs, handelt. So ist es an dem *Juniperus*-Stock, der durch eine *Arceuthobium*-Pflanze zur Bildung eines typischen Hexenbesens veranlaßt war, dessen Abbildung ich im Jahre 1914 in der Naturw. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtschaft, p. 37, veröffentlichte, und die v. Tubeuf a. a. O., p. 180, reproduzierte. Der Parasit, eine männliche Pflanze, war am Hauptsproß zur Entwicklung gelangt, der aber durch irgend eine Ursache seinen Gipfel verlor und darauf eine große Zahl von Seitentrieben, hexen-

besenartig gruppiert, entwickelte. Die hypertrophierten Basalteile dieser Triebe vollzogen negativ geotropische Aufkrümmungen und ergaben so den Hexenbesen. Dieser *Juniperus* war 1911, bereits von *Arceuthobium* infiziert, aus Istrien bezogen worden. Der Parasit auf ihm breitete sich in den Zweigen nach aufwärts, im Hauptstamme nach unten aus und hat diesen nunmehr bis knapp zu der Stelle, wo er aus der Erde hervortritt, besiedelt. Er litt mehrfach unter tierischen Schädlingen, gegenwärtig aber macht sich auch seine, den Wirt stark schädigende Wirkung an diesem bemerkbar. Die Gipfelteile der langpeitschenförmigen Triebe sind abgestorben oder im Absterben begriffen, verloren ihre Seitenzweige und Nadeln oder tragen sie im vertrockneten Zustande; man sieht, daß ihre weitere Ernährung durch die Ansprüche des Parasiten unterbunden ist. Gemeinsam ist in dem Falle wie in jenen Fällen, wo der Parasit durch künstliche Aussaat auf den Wacholderpflanzen erzogen wurde, daß die schädigende Wirkung augenfällig erst nach einem größeren Zeitraume, etwa einem Dezennium, hervortritt. Ganz die gleichen Verhältnisse waren aber auch in den Kulturen zu verfolgen, die ich mit unserer Mistel durchgeführt habe. Von den Kulturen ex 1907 waren verschiedene Bäumchen durch Jahre samt den Misteln im besten Gedeihen, bis dann endlich das zu üppige Gedeihen der letzteren für den Wirt und damit allerdings auch für die Misteln verhängnisvoll wurde. So erlag unter ihrem Einfluß ein Apfelbäumchen,[1] eine Linde, eine Balsam- und eine gewöhnliche Tanne. Der Verfolg an letzterer war vom besonderen Interesse: Ein allmählich ersichtlich gewordenes Kümmern der Tanne, parallelgehend die Schwächung der Misteln, starke Herabsetzung der Blatt- und Beerengröße, Verminderung des Chlorophyllgehaltes in den Blättern mit Anklängen an Chlorose, bis endlich das etwa $1^1/_2$ *m* hohe Bäumchen mit den vier großen Mistelbüschen abstarb.

Da wir nach allem Bekannten die Mistel doch wesentlich als ausgesprochenen Halbschmarotzer werten müssen, zeigt das alles klar, wie auch nur das Entziehen der Nährsalze für die Wirtpflanzen verhängnisvoll wirkt. Es können also auch die Schädigungen des *Juniperus* durch *Arceuthobium* schon durch Wasser- und Nährsalzentnahme allein bedingt sein. In Berücksichtigung der ganz außer-

[1] Bekämpft man die Misteln an Apfelbäumchen durch Abbrechen oder Abschneiden ihrer Triebe, so lassen sich die Bäume durch lange Jahre sozusagen ungeschädigt erhalten. Masseninfektionen mehrerer Bäume wurden zwecks einer vergleichenden Fragestellung seinerzeit von mir vorgenommen. Als diese erledigt war, wurden die Misteln in der Weise kurzgehalten, daß alle 2 Jahre etwa ihre Reduktion auf die intramatrikalen Teile stattfand, worauf nach und nach wieder Regeneration aus den Rindenwurzeln erfolgte. Bei diesem Verfahren erhielten sich die Bäume kräftig, blühten und fruchteten reichlich. Ja eine Goldreinette hat mit dem Fruchten kein Jahr ausgesetzt, trug im letzten Jahre sogar viele Hunderte Äpfel. Es ist mir nicht unwahrscheinlich, daß in solchem Falle durch die hohe Pumpkraft der Absorptionsorgane der Mistel sogar etwas Nutzen für den tragenden Baum abfallen mag.

ordentlichen Ausgestaltung seines Absorptionssystems, in der *Arceuthobium* die Mistel weit übertrifft, und im Zusammenhalt mit einigen Beobachtungen erscheint es mir aber immerhin nicht unwahrscheinlich, daß *Arceuthobium* auch organische Baustoffe dem Wirte zu entziehen vermag.

Ich hatte das Bedürfnis, meine 1914 wesentlich an jungen Pflanzen durchgeführten Studien über das Absorptionssystem und seine Entwicklung noch an den älteren Pflanzen zu ergänzen und führte solches 1922 aus. Die Bilder der Taf. VI sind so zugewachsen. Sie zeigen von der ganz enormen Durchsetzung aller Gewebe durch den Parasiten. Von der des Holzes, wofür Fig. 1 und 4 Belege bringen, war schon an früheren Stellen die Rede. Hier soll hauptsächlich die der Rinde behandelt werden. Fig. 5 bringt bei nur 75facher Vergrößerung einen Tangentalschnitt zur Ansicht, der mit Rutheniumrot und Hämatoxylin nach Delafield gefärbt in Glyzeringelatin eingeschlossen war. Ersterer Farbstoff hebt die Wandungen der *Arceuthobium*-Zellen, somit das Parasitengewebe stark hervor, letzterer die Zellkerne und den eiweißartigen Inhalt gewisser Elemente der *Juniperus*-Rinde. Vor allem ist die Massigkeit des *Arceuthobium*-Gewebes hervortretend. In der oberen Hälfte des Bildes sind zwei größere Stränge im Querschnitt getroffen; von dem rechten geht seitlich ein geschlängelter Strang, im Längsverlauf getroffen und sich nach unten verjüngend, aus, an dem der Stockwerkaufbau zum Ausdruck kommt. Der Strang wird unten wieder von einem andern gekreuzt; rechts ist vorherrschend Gewebe des Parasiten vorhanden.

Ein anderer Tangentalschnitt durch die sekundäre Rinde (Fig. 2, Taf. VI) wurde in bezug auf die im Querschnitt getroffenen Stränge des *Arceuthobium* schon im vorhergehenden Abschnitt besprochen. Zu bemerken ist, daß man vielfach das die größeren Stränge umgebende Wirtsgewebe als deutlich zusammengepreßt erkennen konnte. Am gleichen Bilde fallen wieder die geronnenen eiweißartigen Massen in Zellenzügen des *Juniperus* auf, denen wir auch im folgenden, einem Querschnitte durch die Rinde, begegnen (Fig. 3, Taf. VI). Dieser Schnitt, wie die vorigen, mittels des Mikrotoms hergestellt, ist 130fach vergrößert. Die Färbung wurde mit Tablettenpikrokarmin nach Cucatti (48 Stunden) und wenige Minuten mit Hämatoxylin nach Delafield vorgenommen, der Einschluß in Glyzeringelatin. Durch das Pikrokarmin wurden in erster Linie die eiweißartigen Inhalte jener Zellen gefärbt, die hier im Querschnitt getroffen sind, in den Fig. 2 und 5 aber in Längsansicht erscheinen. Es sind jene Zellen, denen Strasburger in der Rinde der Koniferen die Vertretung der Geleitzellen der Angiospermen zuschreibt und die er schlechtweg als »eiweißhaltige Zellen« bezeichnet.[1]

---

1 »Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen«, Jena, 1891, p. 54.

Die obere Begrenzung im dem Bilde Fig. 3, Taf. VI, zugrunde liegenden Präparate nahm vorwiegend *Arceuthobium*-Gewebe ein: von ihm aus ging, links im Bilde, ein breiterer Strang radial in die Rinde vor und schwächere durchbrechen sie mehrfach markstrahlartig. Die untere Grenze des Bildes nähert sich der Kambialregion. Außer den hervortretenden eiweißhaltigen Zellen unterscheidet man leicht noch die wenig verdickten flachen Bastfasern. Die Siebröhren sind meist obliteriert; in der Regel ist eine jede eiweißhaltige Zelle von einer in radialer Richtung ober ihr und einer unter ihr gelegenen Siebröhre begleitet.

Was nun an solcher vom Parasiten stark und seit langer Zeit durchwachsener Rinde auffiel, war der völlige Mangel von Stärke, so daß die Annahme naheliegt, daß *Arceuthobium* sich auch der Kohlehydrate des *Juniperus* zu bemächtigen vermöge. In solcher altdurchwucherter Rinde sind zwar auch die Parasitenzellen nicht überreich an Stärke, immerhin ist in ihnen von dieser stets noch etwas nachweisbar; im jugendlichen Absorptionsgewebe sind die Zellen aber mit Stärke geradezu überfüllt. So konnte z. B. das zarte Geflecht des Absorptionssystems, das in der Textfig. 5 zur Anschauung gebracht ist, infolge der deutlichen Hervorhebung durch Jod leicht verfolgt werden.

Man kann sich die Sache so vorstellen, daß die *Arceuthobium*-Zellen im Kontakt mit glykosehaltigen Zellen des *Juniperus* ein konstantes Gefälle für die Aufnahme der Glykose zu erhalten imstande sind, indem sie vermittels ihrer Plastiden die eintretende Zuckerlösung sofort zu Stärke kondensieren und so dem Wirte auch organische Nahrung entziehen.

Eine entschieden pathologische Erscheinung, hervorgerufen durch eine Störung in den Stoffwechselprozessen des *Juniperus* durch das parasitierende *Arceuthobium*, sind aber die mit eiweißartigem Inhalt überfüllten, von Strasburger, der ihnen die Funktion von Geleitzellen zuschreibt, als »eiweißhaltige Zellen« bezeichneten Elemente. Das Verhalten dieser Zellen stimmt nun in den vom Parasiten durchwucherten Rinden keineswegs mit dem überein, was Strasburger von ihrem Verhalten in intakten Rinden berichtet. Er sagt von ihnen, »daß sie mit den Siebröhren zugleich in Tätigkeit treten, zugleich mit diesen sich auch entleeren und zusammenfallen, daß sie endlich allein durch besonders ausgebildete Tüpfel mit den Siebröhren in Verbindung stehen«. Es stimmt nun auch in der normalen *Juniperus*-Rinde nicht alles mit den Angaben Strasburgers,[1]

[1] So unter anderem auch nicht, daß die »eiweißhaltigen Zellen« späterhin zusammenfallen. Nach meinem gewonnenen Einblick bedarf die sekundäre Rinde der Koniferen einer neuerlichen Untersuchung und fehlt es auch an rasch informierenden und korrekten Abbildungen. Auch das in Fig. 211 gegebene Bild von *Juniperus communis* (Querschnitt durch das Herbstholz, Bast und Kambium) in De Bary's vgl. Anatomie bedarf der Ergänzung. Ich habe darum mit der speziellen Untersuchung der sekundären Rinde bei den Kupressineen einen meiner Schüler betraut und konnte gelegentlich derselben Einblick in die Verhältnisse bei normalen *Juniperus*-Sprossen gewinnen, soweit es zur richtigen Wertung derjenigen, die bei *Arceuthobium*-Befallenen hervortraten, notwendig war.

doch sei hier nur auf folgendes Bezug genommen. Die Siebröhren der Koniferen funktionieren nur kurz, sie oblitieren sehr bald. Das ist in von *Arceuthobium* befallenen Sprossen, wie in normalen des *Juniperus* tatsächlich befunden worden. Nach der oben zitierten Angabe Strasburger's soll aber auch gleichzeitig das Entleeren und Zusammenfallen der eiweißhaltigen Zellen stattfinden; das trifft aber bei den eiweißhaltigen Zellen der befallenen Rinde keineswegs zu. Weit nach außen vom Kambium, wo die Siebröhren alle obliteriert sind, findet man sie am Alkoholmaterial prall gefüllt mit geronnenem Eiweiß vor, wie das Bild Fig. 3, Taf. VI, zeigt. Das Abnormale im Verhalten dieser Elemente in den vom Parasiten befallenen Sprossen erhellt daraus, daß an gesunden *Juniperus*-Sprossen keine ähnliche Füllung mit geronnenen Eiweißmassen vorgefunden werden konnte.

Was den Inhalt dieser Elemente betrifft, so wäre einerseits, da auch Strasburger ihren Plasmareichtum feststellt und sie darum eiweißhaltige Zellen nannte, der Eiweißgehalt nicht befremdend, andrerseits wirkt es aber doch auffallend, daß eiweißartige Substanz, gewissermaßen an einen Exkretstoff erinnernd, in Masse abgelagert erscheint. Die in den betreffenden Elementen vorhandene Masse kann in Form einer dicht körnigen Ausfüllung vorhanden sein oder nimmt die Form geronnener Schollen an, die an geronnenen Schleim erinnern. Ihre Bezeichnung als eiweißartige Substanz basiert nur auf absoluter Lösbarkeit durch Javelle'sche Lauge und ihr hohes Speicherungsvermögen für verschiedene Farbstoffe, so Pikrokarmin, Hämatoxylin, Gentianaviolett, Anilinblau etc. Am Alkoholmaterial haben die Massen meist eine gelbliche oder etwas bräunliche Färbung, was wohl auf geringe Mengen in ihnen vorhandenen Gerbstoffes hinweist. Eine leichte Tönung bei Behandlung mit Eisenchloridlösung bestätigt dies. Die Behandlung mit Millon'schem Reagenz, die Raspail'sche Reaktion, ergaben nicht die für Eiweißstoffe charakteristischen Farben.

Zusammenfassung.

Eine solche ist kurz schwer zu geben. Wenn sie dennoch versucht wird, so muß erwähnt werden, daß zum völligen Verständnis das Detail der Untersuchung nicht entbehrt werden kann. Die Hauptsachen seien in folgenden Punkten gegeben.

1. Der morphologische Wurzelbegriff ist bei *Arceuthobium* völlig auszuschalten. Der Embryo ist, wie bei allen Loranthaceen wurzellos, das Absorptionssystem ein Produkt seines Hypokotyls.[1] In der Regel nimmt es von einer in der

[1] Es sei daran erinnert, daß der Embryo selbst nicht weiter zur Pflanze ausgebildet wird, sondern nur die Infektion zu besorgen hat.

Rinde des *Juniperus* abgelagerten Masse Parasitengewebes seinen Ausgang, nur ganz ausnahmsweise mag der Einbruch rasch, in der Form eines dem primären Senker der Mistel vergleichbaren Vorstosses, gelingen.

2. Die Anlage und Ausbreitung erfolgt durchaus mycelartig, so daß es den tatsächlichen Verhältnissen entspricht, wenn der Bau des Absorptionssystems als thalloid bezeichnet wird. Es besteht vielfach aus einreihigen Zellfäden, deren einzelne Zellen erst später in Teilung treten, dadurch zweireihige und endlich im Querschnitt vielzellige Stränge ergeben, die den kennzeichnenden Stockwerkaufbau haben (den schon Solms-Laubach erkannt hat), weil sämtliche Elemente einer Querscheibe aus den Teilungen einer Zelle hervorgegangen sind.

3. Zuerst findet eine reichliche Ausbreitung des Geflechtes der Zellfäden in der Rinde statt, wobei eine Regel in der Orientierung nicht besteht und alsbald zahlreiche Einbrüche in den Holzkörper erfolgen. Das alles vollzieht sich, bevor eine Sproßknospe als adventive Bildung stärker gewordener Stränge nach außen vorbricht.

4. Durch die außerordentlich reiche Aufteilung kommt eine gewaltige Oberflächenentfaltung des Absorptionssystems zustande; gut ernährte Teile erstarken zu derberen Strängen, die dann die Adventivsprosse liefern. Man verfolgt leicht, daß die Entwicklung des Parasiten so vielfach von innen nach außen vorschreitet. Der Entwicklungsgang gewinnt so verblüffende Ähnlichkeit mit dem eines Pilzmycels. Dem endlichen Auftreten der Vermehrungsorgane an diesem entspricht bei *Arceuthobium* die Bildung der Adventivsprosse.

5. Der Ort, an dem die Entwicklung begann, tritt durch hypertrophische Verdickung des Nährastes hervor, die grund- und aufwärts sich fortsetzt und zur Spindelform des hypertrophischen Sproßteiles führt. Die Ausbreitung der Hypertrophie dauert so lange, als die Ernährungsverhältnisse für den Parasiten gut bleiben.

6. Das Holz des Wirtes wird schon durch junge Parasitenpflanzen in ganz extremer Weise zerklüftet. Die Parasitenstränge folgen gern den Markstrahlen, kombinieren sich mit diesen, sind aber nicht selten frei von Markstrahlzellen, täuschen dann Markstrahlen nur vor, verbleiben sehr zahlreich auch nur auf einreihiger Stufe. Als Folge der Verhältnisse sehen die Markstrahlen sehr abnorm aus; übereinander gelegene werden durch Parasitenzellen zu Ketten verbunden oder es gelangen auch ursprünglich seitlich getrennte durch Vermehrung der *Arceuthobium*-Zellen zur Verbindung. Letzterer Vorgang (allerdings auch Parasitengewebe allein) liefert dann die breiten Stränge, die radial das Holz durchziehen und mit dem Alter des Parasiten einen stets sich steigernden Querschnitt erlangen. Doch ist das Holz nicht nur in radialer

Richtung vom Parasiten durchsetzt; streckenweise wird es von schmäleren Ausläufern da und dort auch in der Längs- oder anderer Richtung durchwachsen und so besonders auch Verbindung radialer Einbrüche hergestellt.

7. Der Vergleich des Absorptionssystems mit einem Pilzmycele stimmt insofern nicht, als die jüngeren Teile des in Entwicklung begriffenen Pflänzchens und auch die, welche die Ausbreitung in neue Bezirke seitens der älteren Pflanze besorgen, chlorophyllreich zu sein pflegen, daher sie ausgesprochen einem Algenthallus ähneln. Das Vordringen bewerkstelligen hauptsächlich ein- bis zweireihige, parallel der Sproßachse in der Rinde wachsende Auszweigungen; sie können sich weit über die hypertrophierten Teile des Nährastes erstrecken und bis wenige Zentimeter (2) hinter dem Vegetationspunkt verfolgen lassen, diesen selbst scheinen sie nie zu erreichen.

8. Aus den vorhandenen Angaben könnte man schließen, daß die Sprosse des *Arceuthobium* nicht besonders chlorophyllreich wären. Dem ist jedoch nicht so, wenigstens so lange es sich um kräftig ernährte Pflanzen handelt. Die tatsächlich oft mehr gelbgrüne Färbung kann verschiedene Ursachen haben. Einmal kann sie bedingt sein durch Vermehrung der gelben Chlorophyllanteile (männliche Exemplare gegen die Blütezeit hin), dann aber auch als Folge starker Insolation. Die dem Lichte ausgesetzten Seiten erscheinen dann gelblichgrün, die nach innen gekehrten, dem intensiven Lichte nicht ausgesetzten, dunkelgrün. Endlich dürfte Erschöpfung der Nährpflanze und infolge davon schlechte Ernährung des Schmarotzers Verfärbung des letzteren bedingen.

9. Den Chloroplastiden des Absorptionssystems wird ob ungenügenden Lichtzutrittes für die Assimilation wenig Bedeutung zukommen; es dürfte ihnen, wofür auch ihre Labilität zu sprechen scheint, mehr der Charakter ergrünter Leukoplasten eignen. Nutzen kann dem *Arceuthobium* vom Besitz der Plastiden im Absorptionssystem jedoch mehrfach erwachsen. Es vermag mittels ihrer Glykose zu Stärke zu kondensieren (seine Zellen sind reich an solcher) und kann so wohl auch einen ständigen Zustrom von Glykose aus dem umliegenden Wirtgewebe unterhalten. Unter Ausnützung der Stärkevorräte wird ihm weiters auch die Möglichkeit geboten sein, die osmotischen Leistungen in bedarfsmäßiger Weise zu regulieren.

10. Die Durchsetzung des Wirtgewebes wird fast ausschließlich durch Auseinanderzwängen der Wirtszellen vermittels der Absorptionsstränge durchgeführt. Dabei kommt wohl das Vermögen zur Ausscheidung von Pektase

für die Lösung der Mittellamellen und eine hohe osmotische Leistungsfähigkeit in Betracht. Fälle, wo Durchwachsen von Zellen vorzuliegen scheint, kommen vor, doch halten sie einer kritischen Analyse nicht stand, ebensowenig, wie ein von anderer Seite angenommenes Stattfinden von Absorption der Wirtszellen (Markstrahl-). Unter dem Einfluß der Parasitenzellen erfolgt oft starke Deformation der Wirtszellen, besonders erscheinen erstere oft weit in letztere vorgeschoben oder geradezu in ihnen liegend.

11. Der Parasit bewirkt infolge der osmotischen Leistung seiner Elemente und durch Vermehrung seiner Zellenzahl starke Verschiebungen im Wirtsgewebe und bei Querschnittszunahme seiner Stränge Zusammendrücken von Gewebeanteilen. Auch an den dickwandigen mechanischen Fasern der Rinde und den Tracheiden des Holzes ist das und Deformation wie auch abnorme Ausgestaltung zu beobachten. Allerdings vermag er dies hauptsächlich nur im jugendlichen Zustande der benannten Elemente voll auszuführen, wofür spricht, daß seine Einbrüche im Holz oft in einer mehr minder scharf begrenzten Zone enden, wo ihm eben ausgereifte Zellen gewissermaßen hindernd in den Weg traten.

12. Einige Erscheinungen weisen allerdings auch darauf hin, daß das Absorptionsgewebe etwas erweichend auf die Zellwandungen älterer Zellen des Holzes wirken könne und eine geringere Verholzung der Wandungen veranlasse. Überhaupt wird das stark vom Parasiten zerklüftete Holz, wenn der Wirt noch nicht erschöpft ist, hypertrophisch entwickelt; die einzelnen Tracheiden erlangen oft abnorme Weite und die Breite des Jahrringes wird gesteigert, so daß die Hypertrophie des Tragastes, die als Reaktion auf eine Neuinfektion durch eine Keimpflanze bewirkt wurde, ganz wesentlich durch die Wucherung des Holzes zustande kommt. Das mag zum Teil einer Reizwirkung zuzuschreiben sein, zum Teil aber auch darauf, daß vorübergehend von der Saugkraft des Parasiten auch für die Wirtszellen etwas Förderung abfällt.

13. In der Hauptsache ist das ganze Absorptionssystem ontogenetisch auf die Zellreihe rückführbar. Durch Teilung der einzelnen Zellen der Reihe entstehen die Stränge mit mehr- bis vielzelligem, ja Hunderte von Zellen umfassendem Querschnitt. Das Absorptionssystem dient auch der Stoffleitung und diese tritt in den stärkeren Rindensträngen in den Vordergrund. Zu scharfer Differenzierung gelangen in den Strängen bloß besondere Elemente für die Wasserleitung, Gefäße und Tracheiden. Die Rindenstränge haben nur längsleitende Gefäße, die mehr minder zentriert verlaufen; die radial den Holzkörper durchsetzenden Stränge bilden auch querleitende, Speichertracheiden ähnliche Zellen aus, welche die Verbindung der Tracheiden des Wirtes mit den zentralen längsleitenden Gefäßen im Strange vermitteln.

14. Die Art der Differenzierung in den Strängen im Zusammenhalt mit dem Chlorophyllgehalt der Pflanze spricht für den in erster Linie halbparasitischen Charakter von *Arceuthobium.* Wasser und Nährsalze kann es nur aus dem Wirte beziehen, doch scheint ihm durch den Besitz von Plastiden im Absorptionssystem auch die Entnahme von Kohlehydraten (Glykose) aus den Zellen des Wirtes ermöglicht. Darauf deutet der völlige Mangel von Stärke in der Rinde hin, die stark und lange vom Parasiten durchwuchert war. Beachtung verdient dabei auch der thalloide Charakter des Absorptionssystems, der bei keinem zweiten Halbschmarotzer so ausgesprochen ist und nahe dem der Rafflesiazeen steht.

15. Die Wirtpflanzen sind gegenüber dem Parasiten auffallend widerstandsfähig, selbst Masseninfektionen können sie lange ertragen. Zunächst sind nur die Hypertrophien, die von den primären Infektionsstellen ausgehen, Zeichen einer Störung. Nach mehreren Jahren erst treten stärkere Schädigungen hervor; Triebe dorren ab, Zweige und Blätter gehen zugrunde. Gleichzeitig verfällt auch der Parasit an solchen ausgesogenen Teilen der Nährpflanzen. In Masse werden seine Sprosse abgeworfen und an den Hypertrophien treten die Narben jener hervor. Diese Wirkung kann auf den Wirt wohl schon der Entzug der Nährsalze allein ausüben; daß sie durch Entnahme auch plastischen Materials durch den Parasiten nur erhöht und beschleunigt werden könnte, leuchtet ein.

16. Als deutliches pathologisches Anzeichen einer Störung der Stoffwechselvorgänge tritt in den andauernd durchwucherten Rinden des *Juniperus* eine an Exkretstoffe gemahnende Anhäufung einer eiweißartigen Substanz in den von Strasburger bei den Koniferen als »eiweißhaltige Zellen« benannten Elementen auf.

Nachträgliche Bemerkung gelegentlich der Korrektur.

Die in der Fußnote S. 44 erwähnte Untersuchung meines Schülers ist mit recht bemerkenswerten Ergebnissen fertiggestellt und wird in Kurzem veröffentlicht. Meine Mitteilung wird durch sie so weit betroffen, daß, wenn es in derselben heißt, die Hauptausbreitung des Absorptionssystems in der Rinde finde zwischen sekundärer und primärer statt, es besser heißen sollte »zwischen der proterogenen und der hysterogenen sekundären Rinde.« Die von Herrn Paul Sinz eingeführte Terminologie erscheint recht zweckmäßig.

Innsbruck, den 18. Oktober 1923.

Erklärung der Abbildungen.

Die ersten 6 Tafeln geben durchgehend mikrophotographische Aufnahmen wieder, die unter Heranziehung der von der Akad. d. Wiss. in Wien gewährten Subvention vom Herrn Kollegen Prof. Ad. Wagner angefertigt wurden. Es sei ihm hier noch besonders für seine Mühewaltung gedankt. Um die Reproduktionskosten möglichst zu vermindern, wurden zunächst die ersten Originalaufnahmen zu den einzelnen Tafeln gruppiert, dann aber von jeder solchen Tafel eine besondere Gesamtaufnahme gemacht, wodurch jede Tafel durch eine Platte zur Reproduktion gelangen kann. Außer einer Vereinfachung und Verbilligung der Reproduktion dürfte damit auch eine größere Exaktheit der Tafeln erzielt sein, wie andrerseits in den Originalaufnahmen das Abdecken der nicht in die Figuren aufgenommenen Teile und damit auch eine Entwertung der Originalaufnahmen vermieden wurde. Durch diesen Vorgang sind die einzelnen Bilder der vorliegenden Tafeln etwas gegenüber den Originalaufnahmen verkleinert, ohne aber an Schärfe verloren zu haben. Die Verkleinerung ist im Verhältnis 11 : 10 ausgedrückt. Die Vergrößerungsangaben beziehen sich auf die Originalaufnahmen.

Tafel I.

Fig. 1. Querschnitt durch einen *Juniperus*-Sproß. Zerklüftung des Holzkörpers. Vergr. 30. Vgl. p. 12, 44.

Fig. 2. Tangentalschnitt durch die Rinde. Stränge des Parasiten als dunkle Streifen hauptsächlich in der Mitte. Schattenhaft die längsverlaufenden Bastfasern. Vergr. 48. Vgl. p. 9.

Fig. 3. Ein gleicher Schnitt wie 2. Vergr. 85. Die Parasitenstränge infolge der tingierten Zellkerne unterscheidbar, der stockwerkartige Aufbau hervortretend. Vgl. p. 9.

Fig. 4. Tangentalschnitt durch das Holz. Vergr. 235. Alteration der Markstrahlen, Mengung von Parasiten- und Markstrahlzellen. Bedeutende Weite mancher Parasitenzellen, auch isoliert ist eine vorhanden. Vgl. p. 14.

Fig. 5. Schnitt wie in Fig. 4. Vergr. 190. Kettenbildung durch Vereinigung von Parasiten- und Markstrahlzellen, auch seitliche Verbindung solcher Kombinationen von Markstrahl- und Parasitenzellen. An den Tracheiden Hoftüpfel in Flächenansicht. Vgl. p. 15.

Tafel II.

Fig. 1. Querschnitt durch Holz und Rinde. Die aus der Rinde kommenden, in das Holz übertretenden Parasitenzellen infolge der Kerntinktion einigermaßen verfolgbar. Vergr. 140. Vgl. p. 13.

Fig. 2. Ein gleicher Schnitt wie in 1, bei schwächerer Vergr. (85), mehr als Übersichtsbild. Am Umfang eine größere Masse von Parasitengewebe, von der ein breiterer Strang sich radial durch die Rinde ins Holz fortsetzt. Vgl. p. 13.

Fig. 3. *a* und *b*. Kleine Partien von Radialschnitten durch das Holz und die Kambialregion eines von einem *Arceuthobium*-Keimling infizierten jungen *Juniperus*-Sprosses. Markstrahl- und *Arceuthobium*-Zellen gemengt. Vergr. 160. Vergl. p. 39.

Fig. 4. Teil eines Querschnittes durch das Holz. Stauung der Einbrüche des Parasiten an den ausgereiften Holzelementen. Zwischen den weitlumigen Zellreihen von *Arceuthobium* (rechts) anscheinend eine zusammengepreßte Tracheidenreihe. Vgl. p. 40.

Fig. 5. Tangentalschnitt durch das Holz, Deformation der Markstrahlen; in der Mitte zwei Stränge von schon stärkerem Umfang, die zusammenstoßen. Vergr. 120. Vgl. p. 15.

Tafel III.

Fig. 1. Stück eines Sproßquerschnittes; die Rinde reichlich vom Parasitengewebe durchsetzt und dieses durch die Färbung der Kerne verfolgbar gemacht. Massiger vorhanden peripher und an der Grenze zwischen primärer und sekundärer Rinde. Von ersterer Ansammlung zieht radial ein breiter Komplex, an dem der Stockwerkbau deutlich hervortritt. Vergr. 85. Vgl. p. 13.

Fig. 2. Sproßquerschnitt mit zwei Adventivknospen des Parasiten, von denen eine die Rinde schon durchbrochen hat, die andere noch in ihr steckt. Vergr. 23. Vgl. p. 45.

Fig. 3. Bruchstück eines Holzquerschnittes, das hypertrophisch weite Tracheiden zeigt. Vgl. p. 44.

Fig. 4. Teil eines Tangentalschnittes durch das Holz. Auseinanderspalten und Deformation der Tracheiden durch eingezwängte Parasitenzellen. Schnitt in Chlorzinkjod gelegen. Vergr. 255. Vgl. p. 38.

Fig. 5. Tangentalschnitt durch das Holz eines gesunden *Juniperus*-Sprosses. Vergr. 57.

Tafel IV.

Fig. 1. Stück eines Sproßquerschnittes, mit durch den Parasiten stark zerklüftetem Holze. Vergr. 27. Vgl. auch p. 12.

Fig. 2. Zum Vergleiche mit Fig. 1 ein Stück des Querschnittes durch einen gesunden *Juniperus*-Sproß bei gleicher Vergrößerung.

Fig. 3. Der Querschnitt durch einen breiteren Rindenstrang von *Arceuthobium*, der noch jugendlichen Charakter hat, keine Gefäße differenziert zeigt. (Aus einem Querschnitte durch einen *Juniperus*-Sproß. Vergr. 235. Vgl. p. 14, 47.

Fig. 4. Querschnitt durch das Holz. *Arceuthobium*-Gewebe durchsetzt es in radialen Streifen; teils zweireihig ist ein solcher links von der Mitte, weiter nach links ein einreihiger. In beiden treten die zart spiralig verdickten Gefäße auf. Am ersteren sind seitliche Auszweigungen erkennbar. Vergr. 156. Vgl. auch p. 41, 45, 50.

Fig. 5. Teil eines Querschnittes durch das Holz. Man sieht die radial gerichteten Einbrüche des Parasiten in annähernd der gleichen Schichte enden, offenbar durch ausgereiftes Holz gestaut. Vergr. 156. Vgl. p. 40.

Tafel V.

Fig. 1. Teil eines Sproßquerschnittes mit zahlreichen Einbrüchen in das Holz des letzten Jahresringes. In der Mitte eine isolierte Tracheidenreihe des *Juniperus* zwischen zwei Einbrüchen. Der rechte überschreitet die Jahrringgrenze; der linke, breite zeigt an seiner Endigung zwei abgerundete Tracheiden, die den Eindruck machen, als seien ihre Wandungen gequollen. An mehreren Stellen sind die zartfaserig verdickten Gefäße des Parasiten erkennbar. Vergr. 140. Vgl. p. 40, 41, 46, 50.

Fig. 2. Stück eines Tangentalschnittes durch die Rinde eines *Juniperus*-Sprosses in Chlorzinkjod liegend aufgenommen. Die dunklen (Stärkereaktion) markstrahlartig erscheinenden Zellen sind die des Parasiten. Sie lagen scheinbar in den Wirtzellen und gemahnten an Durchwachsungen solcher. Vergr. 200. Vgl. p. 31.

Fig, 3. Tangentalschnitt durch von *Arceuthobium* durchwuchertes Holz, Deformation der Markstrahlen, Kettenbildung. Vergr. 57. Vgl. p. 15.

Fig. 4. Zum Vergleiche ein Tangentalschnitt durch gesundes *Juniperus*-Holz bei gleicher Vergrößerung wie bei Fig. 3.

Fig. 5. Bruchstück eines Querschnittes durch einen vom Parasiten durchwucherten Sproß. Das Präparat war mit Javelle'scher Lauge behandelt. In beiden Einbrüchen des Parasiten in den Holzkörper (der eine einreihig links von der Mitte, der andere, breitere rechts) sind die spiralfaserigen Verdickungen der Gefäße des *Arceuthobium* erkennbar. Vergr. 150. Vgl. p. 40, 50.

Tafel VI.

Alle Bilder der Tafel betreffen Schnitte durch einen *Juniperus*-Spioß, der etwa ein Dezennium vom Parasiten durchwuchert ist.

Fig. 1. Tangentalschnitt durch das Holz. Die radial das Holz durchsetzenden Stränge quer getroffen, meist zellenreich. Kaum ein intakter Markstrahl im Bilde. Vergr. 95. Vgl. p. 37.

Fig. 2. Tangentalschnitt durch die Rinde, der drei stärkere Stränge von *Arceuthobium* quer durchschnitten zeigt. Die Differenzierung in ihnen war durch Tinktion hervorgehoben. Die dunklen Kreise entsprechen den Durchschnitten der Gefäße. Außerdem waren die Zellkerne und der eiweißartige, massige Inhalt gewisser Zellelemente gefärbt. Vergr. 75. Vgl. p. 47, 57.

Fig. 3. Querschnitt durch die Rinde. Unten Nähe des Kambiums, obere Grenze *Arceuthobium*-Gewebe, von dem links ein starker Strang nach unten abgeht; rechts mehrere feinere, markstrahlartige Züge. In der sekundären Rinde fallen die mit eiweißartigem Inhalt erfüllten Zellen vor allem auf, auch die Bastfasern sind unterscheidbar. Vergr. 130. Vgl. p. 48, 57.

Fig. 4. Teil eines Tangentalschnittes durch das Holz, enthaltend den Querschnitt mehrerer das Holz radial durchsetzender Stränge von *Arceuthobium*. Am zentralen, breitesten Strange erkennt man die querdurchschnittenen, längsleitenden Gefäße in Gruppen innerhalb des Stranges. An sie schließen weitere, derber netzig verdickte, Speichertracheiden ähnliche Zellen an und stellen die Verbindung mit den Tracheiden von *Juniperus* her. Sie sind besonders reichlich in der unteren Partie des Stranges und rechts vorhanden. (Präparat tingiert mit basischem Fuchsin.) Vergr. 130. Vgl. p. 38.

Fig. 5. Tangentalschnitt durch die Rinde. Massiges Vorhandensein von Parasitengewebe. Vergr. 75. Vgl. p. 56.

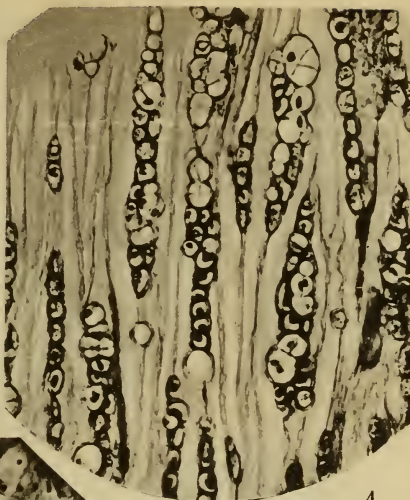
Fig. 6. Tangentalschnitt durch die Rinde eines von *Arceuthobium* sekundär infizierten Seitenastes von *Juniperus*. Behandelt mit Javelle'scher Lauge, tingiert mit Hämatoxylin, eingeschlossen in Glyzeringelatine. Kombinationen von Markstrahl- und *Arceuthobium*-Zellen, reine »Pseudomarkstrahlen«. Scheinbare Durchwachsung von Wirtzellen. Vergr. 120. Vgl. p. 34.

Tafel VII.

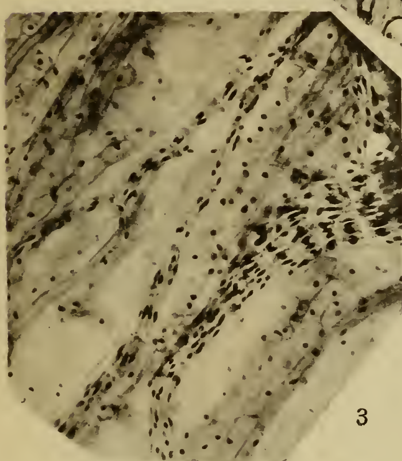
Durch den Parasitismus der Zwergmistel schon stark geschädigter *Juniperus communis*. Man sieht die Hypertrophien, die Orte bezeichnend, wo die einzelnen Schmarotzerpflanzen aufgegangen waren. An ersteren zahlreich die Narben von Sprossen, die infolge der Erschöpfung der Nährpflanze abgeworfen wurden. Am Wacholder mehrere Sprosse abgedorrt, auch Nadeln und Sprößchen abgeworfen. Aussaat der Parasitensamen erfolgte Dezember 1912, Keimung 1913. Photographiert März 1923.



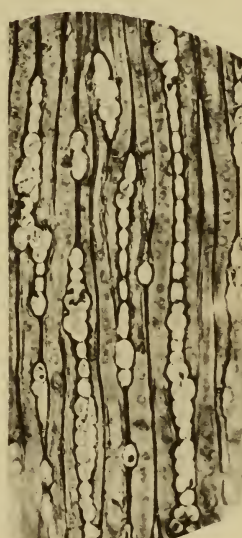
1



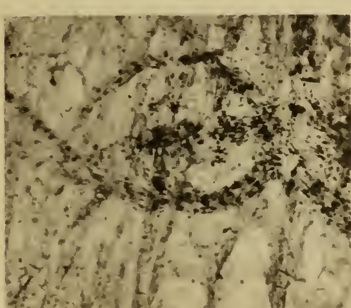
4



3

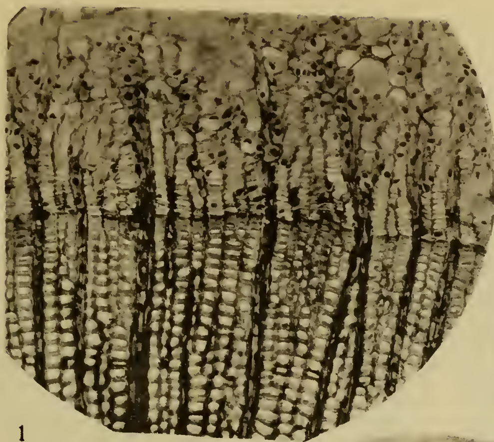


5



2

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien.



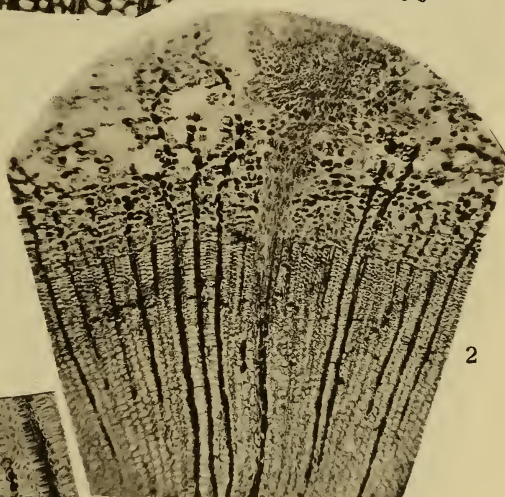
1



3 b



3 a



2



4



5

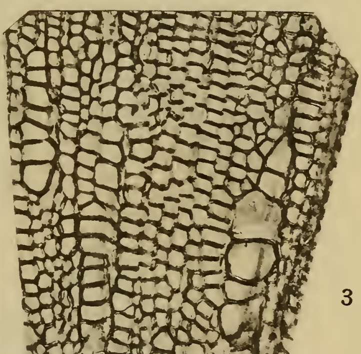
Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien.



1



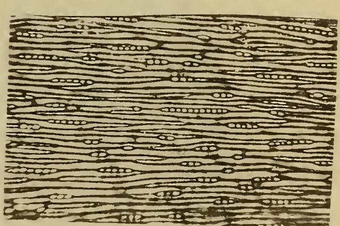
2



3



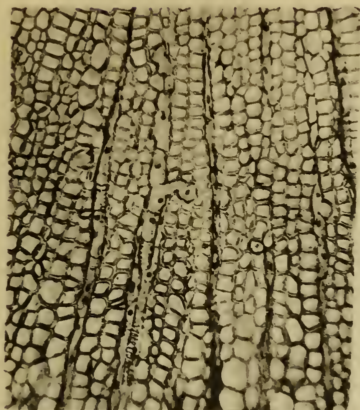
4



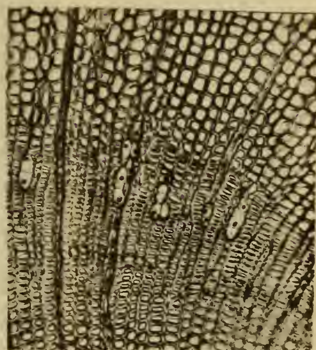
5

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien.

Heinricher, E.: Absorptionssystem der Wachholdermistel. Taf. IV.



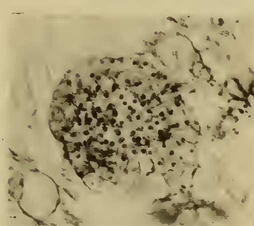
4



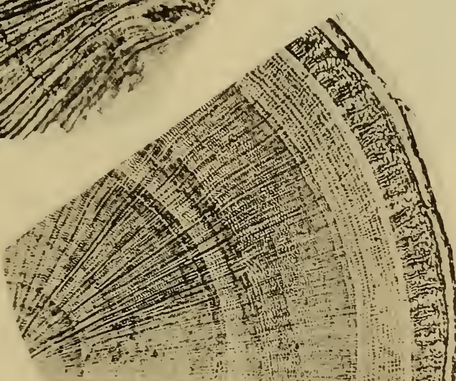
5



1

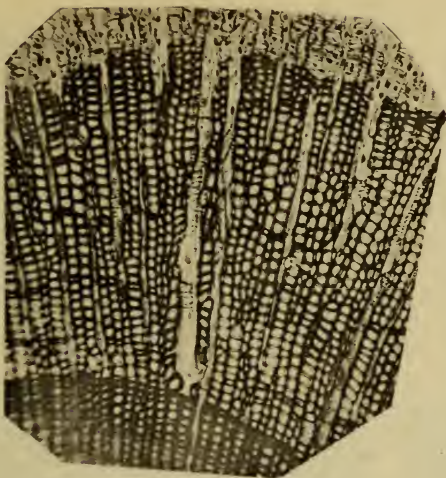


3



2

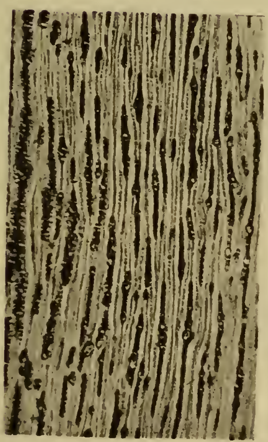
Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien



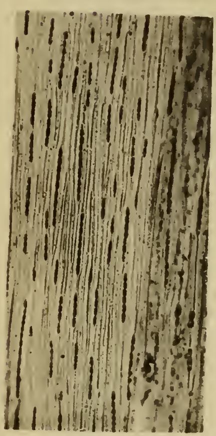
1



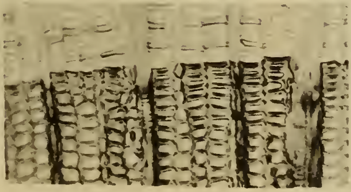
2



3

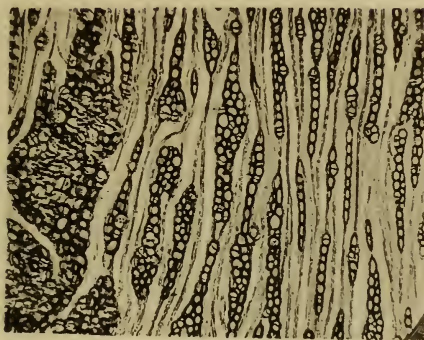


4



5

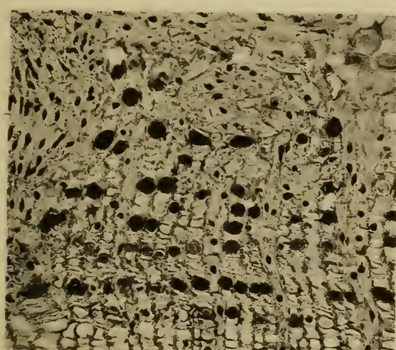
Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien



1



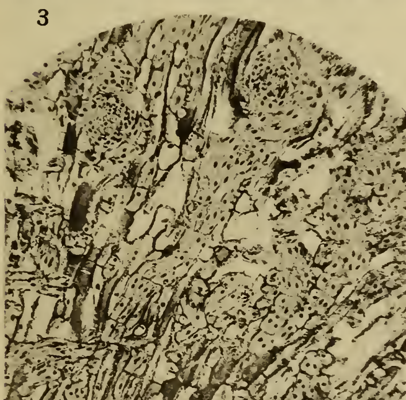
2



3



4



5



6

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien.



Kunstanstalt Max Jaffé, Wien